УДК 001.4 : 582

© Т. В. Егорова

О «МЕЖДУНАРОДНОМ КОДЕКСЕ БОТАНИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ (ТОКИЙСКИЙ КОДЕКС), ПРИНЯТОМ ПЯТНАДЦАТЫМ МЕЖДУНАРОДНЫМ БОТАНИЧЕСКИМ КОНГРЕССОМ, ИОКОГАМА, АВГУСТ—СЕНТЯБРЬ, 1993 г.»

T. V. EGOROVA. ON THE «INTERNATIONAL CODE OF BOTANICAL NOMENCLATURE (TOKYO CODE) ADOPTED BY THE FIFTEENTH INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS, YOKOHAMA, AUGUST—SEPTEMBER, 1993»

Сообщается об основных изменениях и дополнениях в правилах номенклатуры в новом «Международном кодексе ботанической номенклатуры» (Токийский кодекс), изданном в 1994 г. Даны необходимые комментарии. Приведены некоторые данные о работе Номенклатурной секции Международного ботанического конгресса.

В 1993 г. Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом (МБК), состоявшимся в Токио, был принят очередной «Международный кодекс ботанической номенклатуры» (International code..., 1994), который был опубликован на английском языке во второй половине 1994 г. Впервые на титульном листе Кодекса появилось название — Токийский кодекс (Tokyo Code). Заметим, что предыдущие издания кодексов также получали свои названия от имен городов, где происходили МБК, например Ленинградский кодекс («Leningrad Code») (International code..., 1978; Международный кодекс..., 1980), Сиднейский кодекс («Sydney Code») (International code..., 1983) и Берлинский кодекс («Berlin Code») (International code..., 1988). Но эти названия в отличие от Токийского являются неофициальными, поскольку они не приведены на титульных листах перечисленных Кодексов.

Принятию нового Кодекса предшествовала большая подготовительная работа, проходившая в период между Берлинским (1987 г.) и Токийским (1993 г.) МБК в Международной ассоциации по таксономии растений и существующих под ее эгидой 9 постоянных номенклатурных комитетах (Генеральный комитет, комитеты по семенным растениям, папоротникообразным, мохообразным, грибам и лишайникам, водорослям, гибридам, ископаемым растениям и Редакционный комитет), а также в различных подкомитетах и специальных комитетах. В номенклатурных комитетах обсуждались (с последующим голосованием посредством бюллетеней, рассылаемых членам комитетов их секретарями) многочисленные предложения по консервации или отвержению таксонов в ранге рода и вида. Предложения, одобренные этими комитетами, были затем представлены Номенклатурной секции МБК для окончательного утверждения. В различных комитетах и в печати дискутировались номенклатурные предложения, касающиеся изменений, дополнений и иной редакции текста статей предыдущего, Берлинского, кодекса, а по отдельным наиболее важным предложениям происходило голосование. В феврале 1991 г. в Кью (Англия) состоялся симпозиум, посвященный вопросам улучшения стабильности ботанической номенклатуры.

Незадолго до начала Конгресса в журнале «Taxon» был опубликован «Synopsis of proposals on botanical nomenclature — Tokyo 1993» (Greuter, McNeill, 1993), включающий в себя 321[1] предложение по улучшению (дополнению, изменению, исправлению) Кодекса, а также комментарии по этим предложениям, составленные W. Greuter, главным докладчиком (Rapporteur-général), и J. McNeill, заместителем главного докладчика (Vice-rapporteur). Следует отметить, что только по ст. 7 было 44 предложения, по новой ст. 15bis — 28. «Synopsis...» вместе с обширным бюллетенем для предварительного почтового голосования (Preliminary Mail Vote) по всем номенклатурным предложениям были разосланы членам Международной ассоциации по таксономии растений, авторам предложений и членам номенклатурных комитетов. Из ботаников СНГ, насколько мне известно, в этом голосовании участвовали Э. Ц. Габриэлян (ERE), М. Э. Кирпичников (LE), И. А. Линчевский (LE) и М. Г. Пименов (MW) — члены Международной ассоциации по таксономии растений; Ю. Л. Меницкий (LE) — член Генерального комитета; Т. В. Егорова (LE) — член Комитета по семенным растениям; К. Л. Виноградова (LE) — член Комитета по водорослям.

При почтовом голосовании было зарегистрировано 202 действительных бюллетеня. Странами, из которых пришло не менее 11 бюллетеней, оказались США (66 бюллетеней), Великобритания (26), Германия (16), Швейцария (13), Австралия (12) и Нидерланды (11) (McNeill, 1993).

Дальнейшее обсуждение предложений и окончательное голосование по ним состоялись на заседаниях Номенклатурной секции Конгресса, проходивших в Иокогаме с 23 по 27 августа 1993 г.

Номенклатурную секцию представляли 95 членов, которые помимо своих персональных голосов имели 361 голос, делегированный им 148 учреждениями. Секция приняла решение не обсуждать предложения, которые при почтовом голосовании получили более 75 % отрицательных голосов. Таких предложений оказалось 90. Для принятия предложения на МБК требовалось 60 % голосов. Номенклатурная секция приняла на Конгрессе 82 предложения, 42 предложения, кроме этих, адресовала Редакционному комитету (McNeill, 1993; Greuter et al., 1994). Данные о результатах голосования по рассмотренным Секцией предложениям содержатся в статье J. McNeill (1993). Полный отчет о работе Номенклатурной секции опубликован в специальном выпуске журнала «Englera» (Greuter et al., 1994).

Из предложений, не получивших на Конгрессе необходимого для их принятия числа голосов, отметим два предложения, представляющих большой интерес. Не получило одобрения членов Номенклатурной секции предложение M. Chaudhri (1992) о том, чтобы с 1 января 1996 г. для действительного обнародования названий новых таксонов растений было бы разрешено сопровождать эти названия описанием или диагнозом не только на латинском языке, как было установлено с 1 января 1935 г., но (в качестве альтернативного варианта) и на английском. Предложение было вызвано тем, что ботаники развивающихся стран Азии и Африки испытывают большие трудности при составлении латинских описаний. Как указал W. Greuter (Greuter, McNeill, 1993), точно такое же предложение было представлено J. McNeill с соавт. на рассмотрение предыдущему, Берлинскому, конгрессу. В обсуждении предложения M. Chaudhri участвовал W. Stearn,[2] автор широко известной книги «Botanical Latin». Он отметил, что на английском языке в отличие от латинского нельзя точно и ясно обозначить признаки растений. Когда Stearn просили перевести текст описания нового вида с английского языка на латинский, он не мог этого сделать без того, чтобы самому не изучить описываемое растение и убедиться в точности английского описания. Благодаря хорошо разработанной латинской ботанической терминологии латинский язык является важным средством для достижения взаимопонимания между ботаниками разных стран. Знание латыни особенно необходимо, как отметили Stearn, а также Greuter (Greuter, McNeill, 1993), при использовании огромной информации, содержащейся в трудах, написанных на ботанической латыни. P. Jørgensen заметил, что для составления описаний и диагнозов на английском языке потребовалась бы книга «Botanical English», подобная работе W. Stearn «Botanical Latin». C. Jeffrey выразил сомнение в том, что аргумент Stearn о неточности английского языка может иметь отношение к обсуждаемой проблеме. Поскольку применение будущих названий, к которым относится предложение Chaudhri, будет определяться характером их типа (он должен указываться и сейчас), нужно ли требовать, чтобы описание было составлено точно. V. Demoulin подчеркнул, что латинские диагнозы имеют по крайней мере два важных преимущества: в них ясно показаны намерения автора, описывающего новый таксон, и они заставляют таксономистов иметь хотя бы минимум знаний латинского языка, на котором написаны классические научные труды. При карточном голосовании, завершившем оживленную дискуссию о возможности применения английского языка наравне с латинским при составлении оригинальных описаний или диагнозов, предложение Chaudhri не было принято со значительным перевесом отрицательных голосов (91 «за» : 328 «против», т. е. 27.1 % положительных голосов) (McNeill, 1993; Greuter et al., 1994). Greuter высказал идею об организации при Международной ассоциации по таксономии растений (возможно, при участии ЮНЕСКО) службы перевода на латинский язык для ботаников развивающихся стран.

---

[1] К Ленинградскому МБК (1975 г.) было подготовлено 161 предложение, к Берлинскому (1987 г.) — 336, а больше всего — к Парижскому (1954 г.) — 387.

[2] Здесь уместно сообщить, что на МБК в Токио W. Stearn был удостоен престижной Золотой медали А. Энглера, которой один раз в 6 лет отмечаются выдающиеся заслуги ученого в области ботаники (Nicolson, 1993).

После широкой и бурной дискуссии не прошло большинство предложений по новой статье 15bis, разработанных Специальным комитетом по «NCU» (Names in current use)[3] (Greuter, 1991d; Greuter, McNeill, 1993), в том числе и основное предложение 15bis A, которое при карточном голосовании получило 54.9 % положительных голосов (как отмечено выше, для принятия предложения было необходимо не менее 60 % положительных голосов). В случае принятия статья 15bis A ввела бы в действие принцип концепции NCU (Hawksworth, Greuter, 1989a, b; Greuter, 1991a—d; Hawksworth, 1991) — обеспечение номенклатурной защиты названий таксонов, включенных в списки NCU, от конкуренции названий, не включенных в данные списки, поскольку эти названия мало используются в современной практике таксономистов или совсем не используются. Согласно концепции NCU, не включенные в списки названия (и поэтому не пользующиеся защитой по статье 15bis A) могут использоваться наравне с включенными, но при таксономических изменениях (например, в случае объединения таксонов) первые должны рассматриваться как синонимы последних. В синонимизации приоритетных внесписочных названий с названиями, помещенными в списки NCU, и состояла бы номенклатурная защита последних. Предоставление названиям, содержащимся в списках NCU, статуса защищаемых было бы, по мнению сторонников концепции NCU, действенным механизмом обеспечения номенклатурной стабильности, который позволил бы сохранить более широко используемые названия от вытеснения их малоизвестными. Один из списков NCU, включающий в себя 28041 название существующих родов грибов (7241), водорослей (3990), мохообразных (1382), папоротникообразных (456) и семенных растений (14 972), составленный членами Специального комитета по NCU, был разослан перед началом Конгресса для ознакомления в крупнейшие ботанические учреждения мира, в том числе и в Ботанический институт им. В. Л. Комарова. В 1993 г. этот список был опубликован (Greuter et al, 1993). Заметим, что данный список по крайней мере в отношении родов семенных растений является весьма представительным, так как, по данным А. Л. Тахтаджяна (1987), в настоящее время насчитывается около 13 000 родов покрытосеменных. Одними из основных аргументов против принятия ст. 15bis A и предоставления статуса защищаемых названий тем названиям, которые вошли в рассмотренный выше список NCU, были неясность и неопределенность концепции NCU, отсутствие четких критериев отбора родов для этого списка, ограничение действия принципа приоритета (Brummitt, 1994), а также наличие в списке довольно большого числа ошибок и неточностей в цитировании источников действительного обнародования названий родов и в их типификации (Greuter, Nicolson, 1993; Greuter et al., 1994). Не получили одобрения Номенклатурной секции список NCU по семействам, а также составленный J. Pitt с соавт. (1993) список видов из семейств *Cladoniaceae*, *Pinaceae* и *Lemnaceae*. Но один из списков NCU — список названий грибов из сем. *Trichocomaceae*, составленный Pitt и Samson, был признан Секцией, что нашло отражение в одной из ее резолюций: «Номенклатурная секция, отмечая, что „List of names of current use for the *Trichocomaceae*" был уже одобрен Международной комиссией по *Penicillium* и *Aspergillus* и Международным союзом микробиологических обществ, настоятельно просит таксономистов не принимать названий, которые конкурируют с названиями в списке, и не изменять применение любого из этих названий» (Greuter, Nicolson, 1993). В этой резолюции, как считают W. Greuter и D. Nicolson (1993), фактически разрешается применять положение, минуя Кодекс, что является, насколько известно, беспрецедентным случаем в номенклатуре. По статье 15bis A был принят ряд предложений, касающихся номенклатуры грибов. Наибольшую поддержку концепция NCU и связанная с ней статья 15bis получили со стороны европейских и австралийских членов Секции, сильную оппозицию — со стороны североамериканских. Номенклатурная секция учредила Постоянный комитет по NCU для работы над улучшением списков NCU, которые должны быть представлены следующему МБК (1999 г., г. Сент-Луис, США). Небезынтересно отметить, что не принятая Конгрессом статья 15bis включена в ст. 21 проекта «Международного кодекса биономенклатуры» («International Code of Bionomenclature»), который обсуждался в марте 1996 г. в Англии.

---

[3] Names in current use — названия, используемые в настоящее время, обиходные названия, или (дословно) названия текущего использования.

Токийский кодекс подготовили и отредактировали W. Greuter (Германия), председатель, F. R. Barrie (США), H. M. Burdet (Швейцария), W. G. Chaloner (Англия), V. Demoulin (Бельгия), D. L. Hawksworth (Англия), P. M. Jørgensen (Норвегия), D. H. Nicolson (США), P. C. Silva (США), P. Trehane (Англия), члены, J. McNeill (Канада), секретарь Редакционного комитета. Предисловие, в котором сообщается об основных изменениях в правилах номенклатуры и о других особенностях нового Кодекса, написано W. Greuter и J. McNeill.

Новое издание Кодекса значительно отличается от предыдущего, Берлинского (International code..., 1988), и очень существенно от Ленинградского кодекса (International code..., 1978), который был последним из кодексов, переведенных на русский язык (Международный кодекс..., 1980). В Кодексе появилось довольно большое число новых статей и параграфов, в текст многих статей внесены изменения и дополнения, текст большинства прежних статей стал короче и яснее. Значительно возросло число примеров, иллюстрирующих правила. Общее количество статей уменьшилось до 62 вследствие как изъятия, так и объединения целого ряда статей предыдущего, Берлинского, кодекса (напомним, что Ленинградский кодекс содержит 75 статей, Берлинский — 76). Полностью изъяты ст. 51—54 и 61; исключены ст. 7.15, 55.1, 57.1 и 69.3, примечание 1 к ст. 14 и ст. 32, советы 7B.1, 50A.2, 57A и 61A.4 (остальные советы изъятой ст. 61—61A.1, 61A.2 и 61A.3 вошли соответственно в советы 19A.1, 21B.3 и 24B.2). Очень сильно изменился порядок расположения статей и их параграфов, а также примечаний и советов. Так, например, ст. 7, включавшая в себя в Берлинском кодексе 21 параграф, теперь состоит из 11 параграфов, а текст остальных 10 параграфов распределен между ст. 7, 8, 9 и 14. Ст. 7.4 получила в Токийском кодексе номер 9.9, ст. 8.4 — 9.14, ст. 40.2 — 11.8, ст. 60.1 — 11.2, ст. 76 — 62 и т. д. В приведенных в Токийском кодексе 2 таблицах («1. Berlin Code to Tokyo Code» и «2. Tokyo Code to Berlin Code») показано соотношение номеров статей (и их параграфов), примечаний и советов обоих Кодексов.

В статье, посвященной Берлинскому кодексу (Егорова, 1993), было проведено детальное сравнение этого Кодекса с Ленинградским и Сиднейским практически по всем входящим в них статьям в порядке их расположения, поскольку номера статей во всех трех изданиях в основном совпадают. Проделать аналогичную работу с новым

Кодексом оказалось невозможно вследствие больших изменений в тексте номенклатурных статей и в их нумерации. Поэтому в настоящем обзоре сообщается только об основных изменениях в правилах номенклатуры и о некоторых других особенностях Токийского кодекса. После ссылок на статьи последнего указываются, если это возможно, номера соответствующих им, но подвергшихся изменениям статей Берлинского кодекса (Б.к.)[4] или (иногда) Ленинградского кодекса (Л.к). Но заметим, что в связи с большими изменениями в Берлинском и особенно в Токийском кодексах пользоваться Ленинградским кодексом стало практически невозможно. Поэтому сотрудниками Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук подготовлен перевод последнего издания Кодекса, который будет опубликован в Санкт-Петербурге в 1996 г. при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Самые значительные изменения в Токийском кодексе — это снятие предусмотренных предыдущими кодексами ограничений при консервации видовых названий (ст. 14.1; см. ст. 14.2 Б.к.) и введение положения об отвержении любого названия любого ранга, которое может вызвать нежелательные номенклатурные изменения (ст. 56, 57; см. ст. 69.3 Б.к.). Предложение о консервации видовых названий впервые было принято на Сиднейском конгрессе (1981 г.), но тогда она была ограничена только названиями видов, имеющих большое экономическое значение. Берлинским конгрессом (1987 г.) было разрешено консервировать также и названия, которые широко и постоянно использовались для таксонов, не включающих в себя их типа (ст. 14.2 и 69.3 Б.к.). Такие названия начиная с Ленинградского конгресса (1975 г.) разрешалось отвергать (ст. 69 Л.к. и Б.к.). Предложения о неограниченной консервации видовых названий и об отвержении любого названия, которое может вызвать неблагоприятные изменения в номенклатуре, были приняты на заседании Номенклатурной секции МБК в Токио подавляющим большинством голосов при голосовании посредством поднятия рук (McNeill, 1993; Greuter et al., 1994). Принятие этих предложений, преследующих цель свести к минимуму потерю хорошо известных названий вследствие номенклатурных изменений и способствующих таким образом стабилизации номенклатуры, было важным решением Секции, отраженным в двух ее резолюциях.

1) «Пока продолжается работа по поиску дальнейших путей к уменьшению изменений хорошо устоявшихся названий, такие названия не следует заменять по чисто номенклатурным причинам независимо от того, обусловлена ли замена изменениями в их применении или воскрешением давно забытых названий».

2) «Секция убедительно просит Генеральный комитет и через него все номенклатурные комитеты в полную меру использовать права, которые теперь предоставляет Кодекс, для того чтобы обеспечить ясность и стабильность номенклатуры» (Greuter, Nicolson, 1993; Greuter et al., 1994).

МБК, одобривший действия Номенклатурной секции по обеспечению стабильности номенклатуры, принял на основании этих резолюций свою резолюцию № 1, в которой, в частности, сказано, что XV МБК, «принимая во внимание большое значение устойчивой системы научных названий растений для применения их в фундаментальных и прикладных науках и во многих других сферах общественной жизни и в экономике и с удовлетворением отмечая новые важные усовершенствования в „Международном кодексе ботанической номенклатуры" (МКБН) и продолжение поисков новых путей увеличения стабильности в применении названий растений, убедительно просит таксономистов растений ... избегать замены хорошо устоявшихся названий по чисто номенклатурным причинам...». Полный текст резолюции Конгресса содержится в статье Greuter и Nicolson (1993). Благодаря введению в Кодекс новых положений о неограниченной консервации и отвержении названий отпадает необходимость, как отмечают президент Международной ассоциации по таксономии растений D. Nicolson и ее секретарь W. Greuter (Greuter, Nicolson, 1993), изменять название растения, если это вызвано номенклатурными, а не таксономическими причинами. Принятие этих положений названные авторы оценивают как значительное достижение в области стабилизации номенклатуры, знаменующее собой наступление периода новой номенклатуры. Важным шагом в направлении обеспечения номенклатурной стабильности считает рассмотренные положения Кодекса R. Brummitt (1994), секретарь Номенклатурной секции по семенным растениям. Процедура консервации видовых названий и отвержения названий таксонов любого ранга такая же, как и родовых: публикация предложений в журнале «Taxon», рассмотрение их номенклатурными комитетами по соответствующим группам растений и в случае одобрения Генеральным комитетом представление очередному МБК для принятия окончательного решения.

---

[4] Сведения о соответствии статей и других элементов Берлинского и Ленинградского кодексов содержатся в моей статье (Егорова, 1993).

В Кодекс введена новая ст. 15, специально посвященная санкционированным названиям. Санкционированными, согласно ст. 13.1 (d), являются названия грибов, принятые в указанных в этой статье работах Persoon и Fries. Будучи санкционированными, эти названия рассматриваются, как если бы они были законсервированы взамен более ранних омонимов и конкурирующих синонимов.

Важное нововведение содержится в новой ст. 22.2: «Название подразделения рода, включающего тип (т. е. первоначальный тип, или все элементы, пригодные в качестве типа, или ранее обозначенный тип) принятого, законного названия рода, не является действительно обнародованным, если его эпитет не повторяет неизмененного названия рода. В связи с этим положением ясное указание, что типовой элемент (nomenclaturally typical element) рода включен, рассматривается как эквивалент включения типа независимо от того, был или не был он ранее обозначен». Из первого положения данной статьи следует, что если подразделение рода включает в себя «ранее обозначенный тип» рода, т. е. лектотип, выбранный до установления данного подразделения, то оно должно повторять название рода, но если подразделение включает в себя лектотип, выбранный уже после его установления, то название этого подразделения, существующее не в форме автонима, не является недействительно обнародованным. Пример, иллюстрирующий первое положение ст. 22.2, неудачен, так как в нем рассматриваются подразделения рода, не имеющие ранга. Смысл второго положения ст. 22.2, весьма неясный, был любезно разъяснен мне в письме R. Brummitt. Оно означает, что если автор выделяет подразделения рода — подроды, секции и т. д. и ясно указывает, что такой-то подрод (или секция и т. д.) является типичным подродом, но при этом дает ему эпитет, не повторяющий названия рода, то этот эпитет не является действительно обнародованным, даже если лектотип рода и не был выбран к этому времени.

Все сказанное выше в отношении подразделений рода (ст. 22.2) справедливо и для внутривидовых таксонов (ст. 26.2). Приведенный в Кодексе пример ясно показывает, каким образом положение о позднем выборе лектотипа вида реализуется на практике. В этом примере говорится о том, что C. Linnaeus в 1753 г. при описании *Medicago polymorpha* выделил 13 разновидностей, но, так как он не указал ни голотипа, ни синтипов, названия всех разновидностей являются действительно обнародованными, в том числе и *M. polymorpha* var. *hispida*, к которой может быть отнесен выбранный Heyn в 1959 г. лектотип, и эту разновидность не следует называть var. *polymorpha*. **Из-за введения в Кодекс рассмотренных ст. 22.2 и 26.2 работа систематика станет более сложной в номенклатурном отношении: если прежде правило автонимии безоговорочно распространялось на названия типовых подразделений рода и внутривидовых таксонов, то сейчас следует соотносить время выбора лектотипа рода или вида с временем обнародования названия соподчиненного таксона (если таковое имеется). Кроме того, теперь придется пересматривать названия в существующих системах родов и видов в соответствии с данными статьями.**

В Кодекс введена новая категория типа — эпитип. Согласно ст. 9.7, эпитип — это экземпляр или рисунок, выбранный для того, чтобы служить в качестве интерпретирующего типа в тех случаях, когда голотип, лектотип или ранее обозначенный неотип или весь первоначальный материал, связанный с действительно обнародованным названием, является определенно неясным (ambiguous), вследствие чего он не может быть идентифицирован в целях точного применения названия таксона. Поясним сущность эпитипа и приведем примеры его использования и принципы его выбора, основываясь на статье F. Barrie (1991), который предложил новую категорию типа, обозначив его как протип. При подготовке текста настоящего Кодекса этот термин был заменен на эпитип. Таксономистам хорошо известно, что первоначальный материал, на котором основано действительное обнародование названий давно описанных таксонов, или имеет плохую сохранность, или у него в силу различных причин не выражены или неясно выражены диагностические признаки, или, если первоначальным материалом является рисунок, не всегда можно сказать, какое растение на нем изображено. Поэтому такой первоначальный материал, будь он голотипом или лектотипом, не может быть точно идентифицирован, и поэтому при помощи его нельзя определить точное применение названия таксона, так же как и посредством недостаточно обоснованно выбранного неотипа. В подобной ситуации возникает необходимость привлечения дополнительного элемента, который помог бы интерпретировать типовой материал. Такой элемент, обозначенный как типотип (typotype) (Stearn, 1957 : 129), уже использовался в таксономической практике в тех случаях, когда типом названия вида служил рисунок, приведенный в работе одного автора и цитированный затем другим автором при описании этого таксона. Типотип (т. е. тип типа) — это гербарный экземпляр, с которого был сделан рисунок (тип названия таксона) и который был использован в целях интерпретации данного рисунка. Например, J. Dandy (1958, цит. по: Barrie, 1991) интерпретировал тип *Sloanea emarginata* L., которым является цитированный в протологе рисунок из работы M. Catesby, посредством изучения изображенного гербарного образца (типотипа) Catesby, хранящегося в Лондоне (BM), а R. Grolle (1966, цит. по: Barrie, 1991) установил применение названия *Jungermannia lanceolata* L. благодаря своей интерпретации цитированного C. Linnaeus рисунка J. Dillenius, что оказалось возможным при изучении соответствующего образца Dillenius из гербария в Оксфорде (OXF).

Концепция протипа (т. е. эпитипа), как отмечает F. Barrie, включает в себя практику использования типотипа, а также предусматривает интерпретацию типового материала и при отсутствии типотипа. Эпитипом в последнем случае может служить, как указывает F. Barrie, либо экземпляр, о котором известно, что его должен был видеть автор обнародованного названия, но который не является первоначальным материалом в соответствии с Кодексом, либо современный экземпляр или рисунок, специально подготовленный для того, чтобы установить подлинность названия. К сожалению, Barrie не указывает критериев выбора этих последних элементов в качестве эпитипа. Эпитип не замещает основной (primary) тип — голотип, лектотип или неотип, а предназначен лишь для их интерпретации с целью точного применения неясно типифицированного названия таксона. Применение категории эпитипа особенно полезно для тех групп растений (водорослей, мохообразных, грибов и лишайников), при идентификации которых обычно используются микроморфологические и фитохимические признаки (Barrie, 1991).

Существенно дополнено определение такого исключительно важного для типификации видов понятия, как «первоначальный материал». Согласно новому Кодексу (сноска к ст. 9.7), первоначальный материал включает в себя: 1) экземпляры и рисунки (как неопубликованные, так и опубликованные или до протолога, или вместе с ним), на которых, если это можно доказать, было основано описание или диагноз таксона; 2) голотип и те экземпляры, которые, **даже если их и не видел автор описания или диагноза**, были указаны им как типы (синтипы или паратипы) при действительном обнародовании названия; 3) изотипы или синтипы **независимо от того, видел или иет эти экземпляры автор описания или диагноза или автор названия**. Для сравнения приведем определение первоначального материала, данное в Берлинском кодексе (в сноске к ст. 7.4): «первоначальный материал включает рисунки, исследованные первоначальным автором к моменту обнародования названия и связываемые им с таксоном, которому он дал это название». В Ленинградском кодексе совсем нет определения первоначального материала, хотя этот термин содержится в ряде статей.

В Кодекс включен новый параграф 9.8, в котором говорится, что если термин, предназначенный для одной категории типа, используется для другой (например, когда термин лектотип используется для обозначения типа, в действительности являющегося неотипом), то это считается ошибкой, подлежащей исправлению.

Следует обратить внимание на то, что ст. 8.1 Берлинского кодекса, включающая в себя положения, в соответствии с которыми можно отменить выбор лектотипа или неотипа, логично разделена в Токийском кодексе на две статьи — 9.13 и 10.5. В первой из них регламентируются условия отмены выбора типа названия вида, во второй — рода и подразделений рода. Текст ст. 9.13 тот же, что и ст. 8.1, но из него исключено положение о том, что выбор типа может быть отменен, если он был сделан в большой степени механически, так как это положение относится к отмене выбора типа рода, а не вида и теперь оно входит в ст. 10.5 (пункт b). Пункт (a) этой статьи аналогичен пункту (b) в прежней ст. 8.1 (см.: Егорова, 1993 : 6).

Значительно улучшена редакция ст. 23, касающейся названий видов, и ст. 46, где регламентируется использование слов «in» и «ex» при цитировании фамилий авторов после названий таксонов. Обе статьи дополнены новыми параграфами; ст. 46 содержит большое число новых примеров. То же самое можно сказать и о ст. 11.5 и 11.6, которыми заменена ст. 57 Ленинградского и Берлинского кодексов, входившая вместе со ст. 58 в раздел «Выбор названий при объединении таксонов одинакового ранга». В новом Кодексе такого раздела нет, так же как и раздела «Выбор названий при перемене ранга таксона». Статьи этих разделов вошли в ст. 11, составляющую со ст. 12 раздел «Приоритет».

Включенная в новый Кодекс ст. 19.2 позволяет считать обнародованными в качестве названий подсемейств такие названия, которые предназначались для подсемейств, но первоначально были обнародованы в ранге «подпорядка» (subordo). Подобная статья (18.2) в отношении названий, предназначенных для семейств, но обнародованных в ранге «порядка» (ordo) или «естественного порядка» (ordo naturalis), была принята МБК в Сиэтле (1969 г.). В Кодексе появилось дополнение (ст. 3.1), согласно которому термин «филум» (phylum) можно использовать теперь в качестве эквивалента термина «отдел» (divisio). Предложение об употреблении термина «филум» в качестве альтернативного по отношению к термину «отдел» дебатировалось на нескольких МБК, в том числе и на Токийском, где оно было принято 62.3 % голосов (Greuter et al., 1994 : 38).

Особо следует упомянуть впервые введенную в Кодекс ст. 32.8, согласно которой не разрешается использование названий таксонов, содержащихся в работах, перечисленных в Приложении V (см. далее).

Считаем полезным процитировать здесь текст нового варианта ст. 41.1 (ст. 41.1 Б.к.) об условиях действительного обнародования названия семейства или подразделения семейства: «Для действительного обнародования названия семейства или подразделения семейства необходимо сопровождать это название (a) описанием или диагнозом таксона или (b) ссылкой (прямой или непрямой) на ранее и эффективно обнародованное описание или диагноз семейства или подразделения семейства». Пример: «Название *Pseudoditrichaceae* fam. nov. не было действительно обнародовано Steere и Jwatsuki (Canad. J. Bot. 52 : 701. 1974), так как оно не сопровождалось ни латинским описанием или диагнозом, ни ссылкой на то или другое, а только включением в семейство единственного рода и вида (см. ст. 34.1 (*d*)) *Pseudoditrichum mirabile* gen. et sp. nov., которые были действительно обнародованы здесь единым латинским диагнозом согласно ст. 42».

В Кодексе установлены две новые даты, связанные с условиями действительного обнародования названий таксонов. Одна из них вводит в действие новую ст. 36.3, касающуюся действительного обнародования названий ископаемых растений. В ней сказано, что начиная с 1 января 1996 г. для действительного обнародования названия нового таксона ископаемых растений необходимо сопровождать это название латинским или английским описанием или диагнозом, или ссылкой на ранее и эффективно обнародованное латинское или английское описание или диагноз. Вторая дата определяет время вступления в силу нового условия действительного обнародования названий таксонов всех групп растений, которое состоит в том, что начиная с 1 января 2000 г. название нового таксона должно быть зарегистрировано (ст. 32.1). Регистрация будет производиться путем присылки напечатанного материала, включающего в себя название таксона и протолог, в любой регистрирующий офис, указанный Международной организацией по таксономии растений (ст. 32.2). Окончательное решение относительно регистрации примет следующий, XVI, МБК в 1999 г.

В Кодекс включены Приложения I—V, но фактически их семь, так как уже в Берлинском кодексе Приложение II было разделено на IIA «Консервируемые и отвергаемые названия семейств водорослей, грибов и папоротникообразных» и IIB «Консервируемые названия семейств мохообразных и семенных растений», а Приложение III — на IIIA «Консервируемые и отвергаемые родовые названия» и IIIB «Консервируемые и отвергаемые видовые названия». Приложение IIIB, как и Приложение IV «Названия безусловно отвергаемые» (Nomina utique rejicienda), впервые появилось в Берлинском кодексе. В Приложении IV содержатся родовые и видовые названия, отвергаемые в соответствии со ст. 56 (см. выше) как названия, вызывающие нежелательные номенклатурные изменения. В Берлинском кодексе такие названия были отвергнуты по ст. 69.3 как названия, широко и постоянно используемые для таксонов, не включающих в себя их типа. Из Токийского кодекса ст. 69.3 изъята, так как в связи с новым положением об отвержении названий (ст. 56) она стала излишней. Отвержение названий, включенных в Приложение IV, не является следствием консервации других названий, как в Приложениях II, III. Отсюда латинское название Приложения IV — Nomina utique rejicienda (т. е. названия, отвергаемые при всех обстоятельствах, непременно, обязательно, безусловно).

Приложения IIIA, IIIB и IV дополнены новыми консервируемыми и отвергаемыми названиями родов и видов. Отметим из них таксоны сосудистых растений, представленные на территории бывшего СССР. В Приложение IIIA вошли:

1. *Marsilea* L. Typus: *M. quadrifolia* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

2. *Echinochloa* P. Beauv. Консервируется взамен номенклатурного синонима *Tema* Adans.

3. *Trichophorum* Pers. Typus: *T. alpinum* (L.) Pers. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

4. *Scirpus* L. Typus: *S. sylvaticus* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

5. *Bellevalia* Lapeyr. (*Liliaceae*). Консервируется взамен названия *Bellevalia* Scop. (*Verbenaceae*).

6. *Polygonum* L. Typus: *P. aviculare* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

7. *Silene* L. Консервируется взамен названия *Lychnis* L.

8. *Corydalis* DC. Typus: *C. solida* (L.) Clairv. (typ. cons.). Консервируется с новым типом; уточнен автор названия рода.

9. *Arabidopsis* Heynh. Typus: *A. thaliana* (L.) Heynch. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

10. *Chaenomeles* Lindl. (orth. cons.). Консервируется написание взамен «*Choenomeles*».

11. *Cassia* L. Typus: *C. fistula* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

12. *Cytisus* Desf. (*Fabaceae*). Typus: *C. triflorus* L'Hér. 1791, non Lam. 1786 (typ. cons.). Консервируется взамен омонима *Cytisus* L. (*Fabaceae*). Typus: *C. sessilifolius* L.

13. *Medicago* L. Typus: *M. sativa* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

14. *Euonymus* L. (orth. cons.). Консервируется написание взамен «*Evonymus*».

15. *Osmorhiza* Raf. Консервируется взамен названия *Uraspermum* Nutt.

16. *Libanotis* Haller ex Zinn (*Apiaceae*). Typus: *L. montana* Crantz. Консервируется взамен омонима *Libanotis* Hill (*Apiaceae*). Typus: *Selinum cerviaria* L.

17. *Ipomoea* L. Typus: *I. pes-tigridis* L. Консервируется с новым типом.

18. *Glechoma* L. (orth. cons.). Консервируется написание взамен «*Glecoma*».

19. *Asperula* L. Typus: *A. arvensis* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

20. *Baccharis* L. Typus: *B. halmifolia* L. (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

21. *Antennaria* Gaertn. (*Asteraceae*). Консервируется взамен омонима *Antennaria* Link (*Fungi*).

22. *Heliopsis* Pers. Typus: *H. helianthoides* (L.) Sweet (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

23. *Rhagadiolus* Juss. (*Asteraceae*). Typus: *R. edulis* Gaertn. Консервируется взамен омонима *Rhagadiolus* Zinn (*Asteraceae*).

Уточнены авторы следующих законсервированных ранее названий: *Barbarea* W. T. Aiton, *Nasturtium* W. T. Aiton, *Malcolmia* W. T. Aiton, *Euclidium* W. T. Aiton, *Matthiola* W. T. Aiton, *Physocarpus* (Camb.) Raf., *Cephalaria* Schrad.

В Приложение IIIB включены:

1. *Bromus sterilis* L. Typus: England, Surrey, Tothill, near Hedley, 15 Jun. 1932, C. E. Hubbard 9045 in Gram. Brit. Exsicc. Herb. Kew. Distrib. N 69 (E; iso — K) (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

2. *Fraxinus angustifolia* Vahl. Консервируется взамен названия *F. rotundifolia* Mill.

3. *Lycopersicon esculentum* Mill. Консервируется взамен названия *L. lycopersicum* (L.) H. Karsten.

4. *Ononis spinosa* L. Typus: Herb. Burser XXI: 79 (UPS) (typ. cons.). Консервируется с новым типом.

5. *Triticum aestivum* L. Консервируется взамен названия *T. hybernum* L.

В Приложение IV включены *Centaurium minus* Moench, *Crataegus oxyacantha* L., *Echium lycopsis* L., *Festuca elatior* L., *Fumaria bulbosa* L. (вследствие отвержения этого названия не может использоваться комбинация *Corydalis bulbosa* (L.) DC.), *Hypericum quadrangulare* L.

Приложение V «Работы, безусловно отвергаемые» (Opera utique oppressa) является новым. Оно содержит перечень 29 работ XVIII в., статус которых определен в упомянутой выше ст. 32.8. Согласно данной статье, названия таксонов разных рангов (большей частью видового), содержащиеся в этих работах, не являются действительно обнародованными. Список отвергаемых работ может быть дополнен путем рассмотрения соответствующих предложений номенклатурными комитетами и очередными МБК. В приводимом далее перечне работ опущены некоторые сведения о них, имеющиеся в Кодексе (место издания, количество томов, указания рангов таксонов); в противном случае были бы нарушены авторские права составителей Кодекса и его издателя.

J. Agosti, 1770 (De re botanica tractatus); P. J. Buc'hoz, 1762—1770 (Traité historique des plantes qui croissent dans la Lorraine et les Trois Evêchés), 1764 (Tournefortius Lotharingiae, ou catalogue des plantes...), 1770 (Dictionnaire raisonné universel des plantes, arbres et arbustes de France); V. Donati, 1753 (Auszug seiner Naturgeschichte des adriatischen Meers); J. B. Ehrhart, 1753—1762 (Oeconomische Pflanzenhistorie); J. F. Ehrhart, 1780—1785 (Phytophylacium ehrhrartianum), 1789 (Index phytophylacii ehrhrartiani. In: J. F. Ehrhart, Beiträge zur Botanik); L. Feuillée, 1756—1757, 1766 (Beschreibung zur Arzeney dienlicher Pflanzen, welche in den Reichen des mittägigen America in Peru und Chily vorzüglich im Gebrauch sind); M. Gandoger, 1883—1891 (Flora Europae); F. A. P. Garsault, 1764 (Les figures de plantes et animaux d'usage en médecine, décrites dans la matière médicale de Mr. Geoffroy), 1764— 1767 (Description, vertus et usages de sept cent dix-neuf plantes, tant étrangères que de nos climats), 1765 (Explication abrégée de sept cent dix-neuf plantes, tant étrangères que de nos climats); J. E. Gilibert, 1782 (Flora lituanica inchoata), 1782 (Exercitium botanicum...), 1785—1787 (Caroli Linnaei botanicorum principis systema plantarum Europae), 1792 (Exercitia phytologica...); J. G. Gleditsch, 1753 (Observation sur la pneumonanthe, nouveau genre de plante...); J. E. Guettard, 1755 (Cinquième [Sixième] mèmoire sur les glandes des plantes...); A. Haller, 1753 (Enumeratio plantarum horti regii et agri gottingensis); L. Heister, 1753 (Descriptio novi generis plantae rarissimae et speciosissimae africanae); J. Hill, 1753 (Entries on natural history. In: G. L. Scott (ed.), A supplement of Mr. Chambers's Cyclopaedia: or a universal dictionary of the arts and sciences), 1753—1754 (Entries on natural history. In: Society of Gentlemen (ed.), A new and complete dictionary of arts and sciences), 1754 etc. (The useful family herbal. [Including subsequent re-issues and editions]), 1756—1757 (The British herbal); N. J. Necker, 1790—1791, 1808 (Elementa botanica); G. E. Rumphius, 1755 (Herbarii amboinensis auctuarium); L. Secretan, 1833 (Mycographie suisse, ou description des champignons qui croissent en Suisse); C. J. Trew et al. [1747—]1753—1773. (Herbarium blackwellianum emendatum et auctum).

Токийский кодекс помимо традиционного Указателя к Приложению IIIA (он включает в себя консервируемые и отвергаемые названия родов) содержит еще два — Указатель научных названий (в него вошли названия таксонов, встречающиеся в основном тексте Кодекса и в Приложении I «Названия гибридов») и Предметный указатель. В прежних кодексах (кроме их русских переводов) оба последних указателя были объединены в один. Элементы Предметного указателя (термины, понятия, выражения и т. п.) расположены не гнездами, как прежде, а в столбик (как в таксономических указателях), что значительно облегчает пользование указателем и способствует быстрому нахождению нужного элемента. Другая отличительная особенность Предметного указателя — наличие в нем шести вспомогательных указателей (например, Сокращения, Определения и др.). Элементы, входящие в некоторые из них, имеются, кроме того, и в общем тексте указателя. Новый принцип построения Предметного указателя является несомненной удачей его составителей.

Заканчивая обзор Токийского кодекса, отметим, что как большое и сложное издание он, естественно, не лишен некоторых недостатков. Текст отдельных статей труден для понимания (например, вторая фраза ст. 22.2, а также ст. 11.5, из которой исключен текст о том, что выбор названий происходит при объединении таксонов: см. ст. 57.1 и 57.2 Л.к.). Пример 3 (при ст. 22.3), перешедший в новый Кодекс из предыдущих его изданий, противоречит новой ст. 22.2 (ее положению о ранее обозначенном типе) и Примеру 2, который иллюстрирует данное положение. Новая категория типа — эпитип — была бы лучше понята, если бы был дан какой-либо пример, показывающий, как выбор эпитипа осуществляется на практике. В целом Токийский кодекс производит хорошее впечатление. Он, несомненно, представляет собой важный этап на пути совершенствования ботанической номенклатуры. Выход в свет этого труда, в котором воплотились усилия многих ботаников разных стран, и в первую очередь его непосредственных составителей и редакторов, является большим событием для таксономистов всех групп растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры, принятом Четырнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Берлин, июль—август, 1987 г.» // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 1—23.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом, Ленинград, июль, 1975 г. Пер. с англ. И. А. Линчевского. Л., 1980. 283 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Barrie F. R. Proposals to permit the designation of a discriminating element to allow the precise interpretation of an ambiguous type // Taxon. 1991. Vol. 40. N 4. P. 667—668.

Brummitt R. K. What did we think we were voting for a Tokyo? // The Linnean. 1994. Vol. 10. N 2. P. 13—15.

Chaudhri M. N. Proposal to add English to Latin requirement for validating names // Taxon. 1992. Vol. 41. N 4. P. 785.

Greuter W. Draft lists of NCU: a call for cooperation and comments // Taxon. 1991a. Vol. 40. N 2. P. 339—340.

Greuter W. Draft lists of NCU: first progress report // Taxon. 1991b. Vol. 40. N 3. P. 521—524.

Greuter W. Merxmüllers's legacy and the NCU principle // Regn. Veg. 1991c. Vol. 123. P. 209—215.

Greuter W. Proposals to amend the Code, and report of Special Committee 6 B. Provisions for granting nomenclatural protection to listed names in current use // Taxon. 1991d. Vol. 40. N 4. P. 669—677.

Greuter W., Brummitt R. K., Farr E., Kilian N., Kirk P. M., Silva P. C. Names in current use for extant genera. Königstein, 1993. XXVII + 1464 p. (Regn. Veg. Vol. 129).

Greuter W., McNeill J. Synopsis of proposals on Botanical Nomenclature — Tokyo 1993. A review of the proposals concerning the International Code of Botanical Nomenclature submitted to the XV International Botanical Congress // Taxon. 1993. Vol. 42. N 1. P. 191—271.

Greuter W., McNeill J., Barrie F. R. Report on Botanical nomenclature — Yokohama 1993 // Englera. 1994. Vol. 14. P. 5—265.

Greuter W., Nicolson D. N. On the threshold to a new nomenclature? // Taxon. 1993. Vol. 42. N 4. P. 925—927.

Hawksworth D. L. Improving the stability of names. Needs and options // Regn. Veg. 1991. Vol. 123.

Hawksworth D. L., Greuter W. Improvement of stability in biological nomenclature // Biol. Int. 1989a. Vol. 19. P. 5—11.

Hawksworth D. L., Greuter W. Report of the first meeting of a working group on Lists of names in current use // Taxon. 1989b. Vol. 38. N 1. P. 142—148.

International code of botanical nomenclature adopted by the Twelfth International botanical congress, Leningrad, July 1975 / Prepared and edited by F. A. Stafleu, Chairman, V. Demoulin, W. Greuter, P. Hiepko, I. A. Linczevski, R. McVaugh, R. D. Meikle, R. C. Rollins, R. Ross, J. M. Schopf, Members, E. G. Voss, Secretary of the Editorial Committee. Utrecht, 1978. 457 p. (Regn. Veg. Vol. 97).

International code of botanical nomenclature adopted by the Thirteenth International botanical congress, Sydney, August 1981 / Prepared and edited by E. G. Voss, Chairman, D. H. Nicolson, R. C. Rollins, P. C. Silva, Members, W. Greuter, Secretary of the Editorial Committee. Utrecht, 1983. 472 p. (Regn. Veg. Vol. 111).

International code of botanical nomenclature adopted by the Fourteenth International botanical congress, Berlin, July—August 1987 / Prepared and edited by W. Greuter, Chairman, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, R. Grolle, D. L. Hawks-Worth, D. H. Nicolson, P. C. Silva, F. A. Stafleu, E. G. Voss, Members, J. McNeill, Secretary of the Editorial Committee. Königstein, 1988. 328 p. (Regn. Veg. Vol. 118).

International code of botanical nomenclature adopted by the Fifteenth International botanical congress, Yokohama, August—September 1993 // Prepared and edited by W. Greuter, Chairman, F. R. Barrie, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, P. M. Jørgensen, D. H. Nicolson, P. C. Silva, P. Trehane, Members, J. McNeill, Secretary of the Editorial Committee, Königstein, 1994. 389 p. (Regn. Veg. Vol. 131).

McNeill J. Preliminary mail vote and report of Congress action on nomenclatural proposals // Taxon. 1993. Vol. 42. N 4. P. 907—922.

Nicolson D. H. IAPT Medal presentation // Taxon. 1993. Vol. 42. N 4. P. 934—936.

Pitt J. I., Samson R. A., Ahti T., Farjon A., Landolt E. Names in current use in the families *Trichocomaceae*, *Cladoniaceae*, *Pinaceae* and *Lemnaceae*. Königstein, 1993. P. 5—150.

Stearn W. T. An introduction to the Species plantarum and cognate botanical works of Carl Linnaeus // Ray Soc. 1957. Vol. 140. P. I—XVI, 1—176.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 II 1996

SUMMARY

The changes and additions to the rules of botanical nomenclature made in the «International code of botanical nomenclature» (Tokyo Code) (1994) are reported. The neccessary comments are also given.

УДК 581.553 : 582.26(265.53)

© Л. П. Перестенко

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛИТОРАЛИ И СУБЛИТОРАЛИ ЮГО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ И ШАНТАРСКИХ ОСТРОВОВ

L. P. PERESTENKO. LITTORAL AND SUBLITTORAL VEGETATION OF THE SOUTH-WESTERN COAST OF THE OKHOTSK SEA AND THE SHANTAR ISLANDS

Обсуждаются закономерности распределения фитоценозов и роль красных, бурых и зеленых водорослей в их сложении в Охотском море (от мыса Беллинсгаузена до мыса Энкэн) и у Шантарских о-вов.

Со времени выхода в 1850 г. книги Ф. Рупрехта «Algae Ochotenses» (Ruprecht, 1850) интерес к водорослям Охотского моря не угасал и исследования продолжались. Коллекции водорослей из Охотского моря, составленные в 40-е годы XIX в. А. Ф. Миддендорфом и И. Г. Вознесенским, пополнялись сборами Рейнгарда и К. Старицкого в 1870 г., сборами участника Нельско-Аянской экспедиции И. Щеголева в 1903 г., Ф. А. Дербека — в 1909, 1910, 1912 гг., И. Г. Закса и А. Г. Кузнецова — в 1927, П. В. Ушакова — в 1928 и 1930 гг. (Закс, 1929; Е. Зинова, 1930, 1954). После войны в 40—50-е годы работы были возобновлены Институтом океанологии АН СССР. Новый этап в исследовании водорослей начался в 60-е годы и был связан с применением легководолазного снаряжения, позволявшего непосредственно изучать состав и структуру бентосных сообществ. Наиболее значительными по сбору водорослей и результатам изучения фитобентоса были экспедиции Всесоюзного и Тихоокеанского научно-исследовательских институтов рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО и ТИНРО) в 1963—1966 гг. с участием В. Б. Возжинской (Институт океанологии АН СССР) и Е. И. Блиновой (ВНИРО), экспедиции ТИНРО в 60—80-е годы с участием М. В. Суховеевой, А. В. Потехиной, Л. Г. Паймеевой, Л. Прудниковой. Было исследовано побережье от мыса Литке до мыса Камбального на юге Камчатки. Основные фитоценотические исследования были проведены в северной и северо-восточной частях моря (Возжинская, 1965б, 1966а, б; Блинова, 1968а, б, 1969, 1971, 1977; Возжинская, Блинова, 1970; Возжинская, Селицкая (Вишневская), 1970а; Возжинская и др., 1971; Блинова, Возжинская, 1974). Растительность западного побережья моря и Шантарских о-вов в более общих чертах описана в работах И. Г. Закса (1929), Е. С. Зиновой (1930, 1954), В. Б. Возжинской (1966а, б), В. Б. Возжинской, Н. М. Селицкой (1970б), В. Б. Возжинской и др. (1971), О. С. Рыбакова (1971), А. В. Потехиной (1972).

Гидробиологическая экспедиция Зоологического института АН СССР в июле—сентябре 1978 г. работала в менее исследованной в фитоценотическом отношении (по публикации) части Охотского моря от мыса Беллинсгаузена на о-ве Сахалин до мыса Энкэн на материковом побережье и у Шантарских о-вов (Перестенко, 1993, 1996). Были выделены 33 литоральных и 44 сублиторальных фитоценозов, определен их видовой состав и вычислены биомассы видов (Перестенко, 1993, 1996).

За годы, минувшие со времени публикаций по флоре Охотского моря (Е. Зинова, 1930, 1954; А. Зинова, 1953; Возжинская, 1964, 1965а, 1967, 1978; Возжинская, Вишневская, 1968, 1972; Потехина, Паймеева, 1972; Суховеева, 1976; А. Зинова и др., 1980), представления о ее составе, особенно в группе доминантов, существенно

Распределение средних биомасс красных, бурых и зеленых водорослей в литоральной и сублиторальной зонах на участках побережья Охотского моря: *1* — мыс Энкэн—мыс у р. Олгондо; *2* — мыс у р. Олгондо—мыс Литке; *3* — Шантарские о-ва

Биономические подразделения шельфа*	*Rhodophyta*			*Phaeophyta*			*Chlorophyta*		
	1	*2*	*3*	*1*	*2*	*3*	*1*	*2*	*3*
Литораль	401.89 37.02	186.04 5.24	475.50 21.49	605.06 55.74	3326.79 93.78	1692.39 76.48	78.59 7.24	34.95 0.98	44.97 2.03
I	257.96 84.7	33 70.55	— —	0.91 0.3	12.075 25.81	22.5 20.93	45.67 15	1.7 3.64	85 79.07
II	161.85 10.75	84.79 1.24	255.9 6.4	1281.67 85.17	6777.25 98.58	3740.04 93.59	61.34 4.08	12.53 0.18	7.25 0.01
III	683.499 67.9	310.05 22.52	853.59 75.45	215.23 21.38	996.32 72.38	201.38 17.8	107.87 10.72	70.05 5.1	76.34 6.75
Сублитораль (0—20 м)	319.4 20.15	161.38 22.58	321.77 41.9	1262.75 79.69	552.88 77.37	445.35 58	2.48 0.16	0.39 0.05	0.73 0.1
0—10 (13) м (формация ламинариевых)	375.16 21.03	187.81 19.74	376.07 32.97	1405.27 78.77	763.4 80.26	763.44 66.93	3.69 0.2	— —	1.26 0.1
11—20 м (формация красных водорослей)	178.37 99.96	92 99.66	245.75 99.99	0.07 0.04	0.317 0.34	0.014 0.01	— —	— —	— —

Примечание. * *I—III* — горизонты литорали. В верхней строке — биомасса, г/м², в нижней — доля от суммарной биомассы, %.

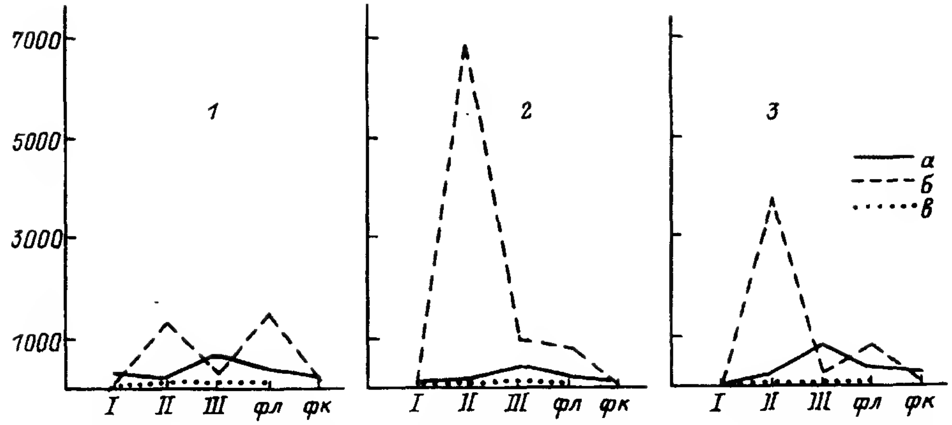


Рис. 1. Распределение средних биомасс красных (*а*), бурых (*б*) и зеленых (*в*) водорослей по горизонтам литорали и по глубинам в сублиторали.

I—III — горизонты литорали; *1* — запад (от мыса Энкэн до мыса у р. Олгондо); *2* — юг (от мыса у р. Олгондо до мыса Литке); *3* — Шантарские о-ва. Формации: *фл* — ламинариевых, *фк* — красных водорослей. По оси абсцисс — глубина; по оси ординат — биомасса, г/м^2.

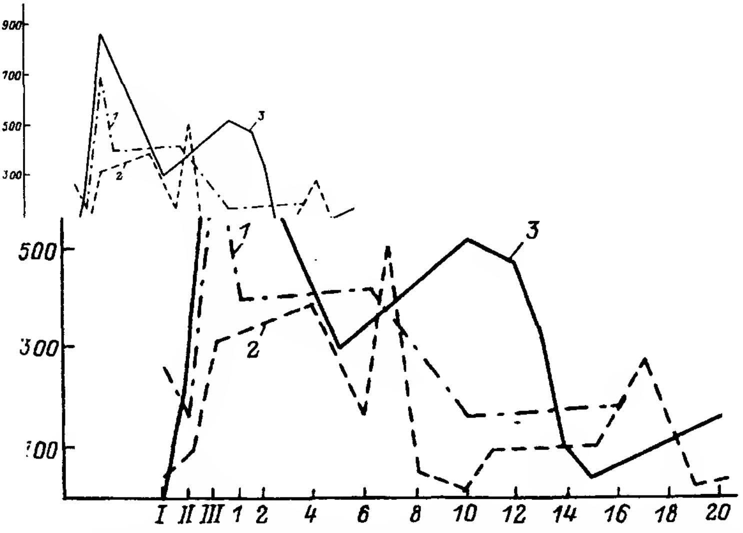


Рис. 2. Распределение средних биомасс *Rhodophyta* (*1*), *Phaeophyta* (*2*), *Chlorophyta* (*3*) по горизонтам литорали (*I—III*) и в формации ламинариевых (*фл*) и красных (*фк*) водорослей.

По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — биомасса, г/м^2.

изменились. Были описаны новые виды *Laminaria* и пластинчатых красных водорослей (Петров, Возжинская, 1966, 1970; Блинова, Зинова, 1967; Петров, Суховеева, 1976; Перестенко, 1975а, 1976, 1986), исследованы корковые известковые водоросли (Жакова, 1985); было выяснено, что многие виды, в том числе некоторые атлантические и арктатлантические, такие как *Laminaria saccharina*,[1] *L. digitata*, *Chondrus crispus*, *Kallymenia reniformis*, *Palmaria palmata*, *Halosaccion ramentaceum* и др., в Охотском море не растут (Перестенко, 1967, 1973, 1975а, б, 1977, 1978, 1982, 1983а, б, 1984, 1986, неопубликованные данные; Петров, Возжинская, 1970; Петров, 1972). В результате был дополнен и изменен флористический список.

---

[1] Авторы видов даны согласно работам Л. П. Перестенко (1975а, 1977, 1982, 1983 а,б, 1984, 1986).

Флористические исследования позволили внести изменения в названия уже известных фитоценозов и выделить до сих пор не известные фитоценозы пластинчатых и корковых известковых красных водорослей, слагающие две формации — Crossocarpus lamuticus + Velatocarpus pustulosus + Kallymeniopsis lacera — известковые корковые водоросли и Lithothamnion sonderi + Leptophytum laeve + Clathromorphum circumscriptum + Cruoria profunda.

Анализ состава и распределения фитоценозов в Охотском море (Перестенко, 1993, 1996) позволяет охарактеризовать роль красных, бурых и зеленых водорослей в их сложении.

По продуктивности в бентосных сообществах Охотского моря ведущая роль принадлежит бурым водорослям: их средняя биомасса составляет 55.74—93.78 % от суммарной биомассы на литорали и 58—79.69 % в сублиторали. Роль красных водорослей второстепенна, однако в зависимости от условий обитания она может возрастать настолько, что красные водоросли становятся главным продуцентом органического вещества. Биомасса красных водорослей по сравнению с биомассой бурых возрастает в верхнем и нижнем горизонтах литорали (за исключением южных заливов) и в сублиторали на глубине 11—20 м (см. таблицу; рис. 1, 2). В среднем горизонте литорали господствует *Fucus evanescens* (макс. 6777.2 г/м^2), в сублиторали на глубине 1—10 м — формация ламинариевых водорослей. Роль зеленых водорослей на всех глубинах третьестепенна; их биомасса незначительна и составляет на литорали 0.98—7.24 % от суммарной биомассы, в сублиторали — 0.05—0.16 %. Лишь местами, там, где зеленые водоросли формируют сообщества, биомасса их может составлять до 80 % от суммарной биомассы, но при этом абсолютные ее значения гораздо меньше, чем у бурых и красных водорослей.

По видовому составу в фитоценозах преобладают красные водоросли. Меньшая их часть слагает фитоценозы, остальные входят в число сопутствующих видов. Распространенные литоральные ассоциации слагаются *Gloiopeltis furcata*, видами *Porphyra*, *Halosaccion microsporum*, *Neorhodomela larix*, *Clathromorphum circumscriptum*, *Corallina officinalis*, *C. pilulifera*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Neoptilota asplenioides*, *Neohypophyllum middendorfii* и др.

Асс. Gloiopeltis furcata распространена в верхнем горизонте литорали. Она характерна для открытого малоизрезанного побережья, слагается из монодоминантных фитоценозов, формирующихся на скалистом грунте в защищенных от действия прибоя участках побережья, там, где эта защищенность обусловлена особенностями рельефа и грунта. Эти фитоценозы разобщены прибойными участками побережья и отсутствуют в бухтах и заливах, удаленных от открытых морских пространств. В состав фитоценозов этой ассоциации могут входить *Scytosiphon lomentaria*, *Blidingia minima*, *Hildenbrandia rubra* и проростки *Fucus evanescens*, но, как правило, они образованы только одним видом-доминантом.

Широко распространенные ассоциации образуют виды рода *Porphyra*. Они располагаются в среднем и нижнем горизонтах литорали и простираются от Японского до Берингова моря. В Охотском море распространены ассоциации P. pseudolinearis и P. brumalis.

Асс. Porphyra pseudolinearis формируется на скалистом грунте на прибойных открытых участках западного побережья моря и в полузащищенных местах на каменистом грунте и рифах в заливах Терпения (о-в Сахалин) и Шелихова.[2] Фитоценозы образованы доминирующим видом или включают в себя также *Gloiopeltis furcata*, *Fucus evanescens*, *Analipus japonicus*, *Petalonia fascia*, *Ulvaria splendens*, *Clathromorphum circumscriptum*. В заливе Терпения кондоминантом становится *Blidingia minima*. В исключительно прибойных условиях на рифах, подверженных лобовому удару волны, формируется асс. Porphyra pseudolinearis + Urospora penicilliformis. Порфира поднимается также и в верхний горизонт в асс. Urospora penicilliformis. На западном побережье *Porphyra pseudolinearis* является единственным представителем *Rhodophyta*, образующим в среднем горизонте (на I и II этажах) ассоциацию. Как уже говорилось, ведущая роль в растительности этого горизонта принадлежит *Fucus evanescens*. Почти все другие виды красных водорослей, обитающие здесь, входят в число сопутствующих. Это *Gloiopeltis furcata*, *Halosaccion microsporum*, *Corallina pilulifera*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Mastocarpus pacificus*, *Dumontia contorta*, *Mazzaella cornucopiae*.

---

[2] В статье используются данные автора по заливам Терпения (о-в Сахалин), Шелихова и бухте Нагаева.

Porphyra brumalis слагает ассоциацию в заливе Шелихова, бухте Нагаева, в некоторых бухтах Шантарских о-вов.

В прибойных условиях в верхнем и среднем горизонтах литорали распространены ассоциации, образованные зелеными водорослями. С уменьшением прибойности возрастает роль бурых водорослей. На Шантарских о-вах на скалистом грунте в верхнем горизонте формируется асс. Urospora penicilliformis. В среднем горизонте ее сменяет асс. Urospora penicilliformis + Capsosiphon groenlandicus + Acrosiphonia sonderi. На материковом западном побережье на прибое в верхнем горизонте простирается асс. Urospora penicilliformis. В менее прибойных местах на рифах в среднем горизонте формируется асс. Petalonia fascia + Corallina pilulifera + Acrosiphonia sonderi—Analipus filiformis, а на каменисто-валунных россыпях — асс. Blidingia minima. В полузащищенных местах на каменистых россыпях образуются монодоминантные фитоценозы Petalonia fascia. На южном побережье они сменяются асс. Analipus sp. + Lithoderma sp.

В нижнем горизонте литорали в формировании растительных сообществ возрастает роль красных водорослей, особенно на западном и островном шельфе. Здесь они образуют несколько ассоциаций. Некоторые виды, в среднем горизонте входящие в состав сопутствующих видов, в нижнем горизонте становятся доминантами. Биомасса ценобионтов увеличивается.

В больших заливах юга, в экологическом отношении менее благоприятных для красных водорослей, чем острова и открытый западный шельф, их роль снижена. Здесь преобладают бурые водоросли, возрастает роль зеленых водорослей (см. таблицу; рис. 1, 2).

На открытом западном побережье моря на скалистом и каменистом грунтах формируются фитоценозы Halosaccion microsporum, Neorhodomela larix, Neoptilota asplenioides—Clathromorphum circumscriptum; в заливах юго-запада на скалистом грунте — Chondrus platynus + Chordaria flagelliformis; в Гижигинской губе — Chondrus platynus, Neorhodomela larix, Pterosiphonia bipinnata; на Шантарских о-вах на скалистом грунте — Neohypophyllum middendorfii, Halosaccion microsporum + Chondrus platynus—Corallina officinalis—Clathromorphum circumscriptum, Corallina officinalis—Ralfsia fungiformis—Clathromorphum circumscriptum. В островных ассоциациях возрастает роль известковых водорослей. Самая большая биомасса наблюдается у *Halosaccion microsporum* (1300—2100 г/м^2) и *Neorhodomela larix* (до 2340 г/м^2). У остальных видов она колеблется в пределах 180—500 г/м^2. Суммарная биомасса в фитоценозах равна 180—2888 г/м^2. Биомасса доминантных видов составляет 51—99 % от суммарной биомассы.

Из красных водорослей в фитоценозах нижнего горизонта литорали как сопутствующие виды обычны *Halosaccion microsporum*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Corallina pilulifera*, *Clathromorphum circumscriptum*, *Pantoneura baerii*, *Scagelia pylaisaei*. Самая большая биомасса среди сопутствующих видов у *Corallina pilulifera*, *Rhodomela tenuissima*, *Ptilota filicina*, *Tichocarpus crinitus*, *Phycodrys riggii*. Относительно велика биомасса у тех видов, которые не только входят в число сопутствующих видов других фитоценозов, но и сами образуют фитоценозы. Среди них *Halosaccion microsporum*, *Clathromorphum circumscriptum*, *Neohypophyllum middendorfii*, *Neorhodomela larix*.

Фитоценозы красных водорослей формируются обычно в I этаже нижнего горизонта литорали. Во II этаже их сменяют фитоценозы бурых водорослей и морских трав. Наиболее распространены те из них, которые на скалистом и каменистом грунтах образуют формации Lessonia laminarioides + Alaria marginata + Laminaria spp. + Cystoseira crassipes и Chordaria flagelliformis, а на мягких грунтах бухт — асс. Zostera marina + Z. nana. В этих формациях красные водоросли входят в число субдоминантов и сопутствующих видов.

На южном побережье красные водоросли являются субдоминантами в фитоценозах Chorda filum + Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus—Rhodomela tenuissima, Chordaria flagelliformis—Tichocarpus crinitus—Halosaccion microsporum; на западном побережье — в фитоценозе Cystoseira crassipes—Neohypophyllum middendorfii—Neoptilota asplenioides—Clathromorphum circumscriptum; на Шантарских о-вах — в фитоценозах Laminaria gurjanovae—Neoptilota asplenioides—Clathromorphum circumscriptum, Alaria marginata—Halosaccion microsporum—Clathromorphum circumscriptum, Alaria marginata—Ptilota filicina—Clathromorphum circumscriptum; в Гижигинской губе — в фитоценозах Lessonia laminarioides—Chondrus platynus—Halosaccion microsporum—Ulva fenestrata, Fucus evanescens—Chondrus platynus, Fucus evanescens—Halosaccion microsporum. Биомасса доминантов и субдоминантов колеблется в пределах 100—860 г/м^2. Суммарная биомасса в фитоценозах 145—2554 г/м^2. Биомасса *Clathromorphum circumscriptum* составляет до 58 % от суммарной.

По сравнению с фитоценозами I этажа видовой состав фитоценозов II этажа становится разнообразнее. В группу сопутствующих видов входят *Dumontia contorta, Rhodomela sibirica, R. tenuissima, Neorhodomela larix, Phycodrys riggii, Tokidadendron kurilense, Ptilota filicina, Odonthalia ochotensis, O. dentata, Mastocarpus pacificus, Ceramium kondoi, Scagelia pylaisaei, Pantoneura baerii, Polysiphonia urceolata, Chondrus pinnulatus, C. platynus, Mazzaella cornucopiae, Porphyra katadai, P. purpurea, Pterosiphonia bipinnata, Tichocarpus crinitus, Halosaccion microsporum, Dilsea socialis.* У большинства из перечисленных видов биомасса колеблется в пределах 0.01—40 г/м^2, что составляет до 6 % от суммарной. У *Phycodrys riggii, Ptilota filicina, Ceramium kondoi, Polysiphonia urceolata* она равна 50—140 г/м^2 и составляет 3—12 % от суммарной биомассы в фитоценозе.

На глубинах 0—11 м господствует та же формация, что и у нижней границы литоральной зоны, — формация Lessonia laminarioides + Alaria marginata + Laminaria sp.sp. + Cystoseira crassipes. Ее видовой состав разнообразен, по количеству видов в ней преобладают красные водоросли, играющие роль субдоминантов и сопутствующих видов. Из группы субдоминантов наиболее распространен *Clathromorphum circumscriptum*. Из других видов-субдоминантов следует назвать *Tichocarpus crinitus, Neoptilota asplenioides, Ptilota filicina, Odonthalia ochotensis, O. dentata, Corallina pilulifera, C. officinalis, Chondrus platynus, Neohypophyllum middendorfii, Kallymeniopsis lacera*. Их биомасса колеблется в пределах 60—540 г/м^2. Суммарная биомасса в фитоценозах равна 648—6344 г/м^2. Биомасса субдоминантов составляет 7.5—25 % от суммарной; биомасса корковых известковых водорослей — 9—50 %. В группу наиболее распространенных сопутствующих видов входят *Chondrus platynus, Halosaccion microsporum, Neohypophyllum middendorfii, Phycodrys riggii, Kallymeniopsis lacera, Pantoneura baerii, Scagelia pylaisaei, Odonthalia dentata, O. ochotensis, Rhodomela tenuissima*. Наибольшая биомасса наблюдается у *Phycodrys riggii* (15—93 г/м^2), *Neohypophyllum middendorfii* (37 г/м^2), *Chondrus platynus* (10—162 г/м^2), *Kallymeniopsis lacera* (20—67 г/м^2). Биомасса этих видов не превышает 6 % от суммарной биомассы в фитоценозе. У остальных видов биомасса колеблется в пределах 0.06—20 г/м^2 и составляет менее 3 % от суммарной.

С глубиной фитоценозы ламинариевых водорослей изреживаются, биомасса ценобионтов в них уменьшается, возрастает роль красных водорослей.

На глубине 10—16 м простирается формация пластинчатых водорослей Crossocarpus lamuticus + Velatocarpus pustulosus + Kallymeniopsis lacera — известковые корковые водоросли, на глубине 15—20 м — формация известковых корковых водорослей Lithothamnion sonderi + Leptophytum laeve + Clathromorphum circumscriptum—Cruoria profunda. Первая из них наиболее полно представлена фитоценозами на шельфе Шантарских о-вов, вторая — на южном материковом побережье. Глубже

25 м растительные сообщества не выявлены. На глубине 30—40 м водоросли обнаружены только в сносах.

Фитоценозы обеих формаций включают в себя преимущественно (или исключительно) красные водоросли и состоят из двух слоев. Они формируются на скалистых и каменистых, часто заиленных грунтах с песком. В формации пластинчатых водорослей биомасса доминирующих видов не превышает 500 г/м². Самая большая биомасса у *Crossocarpus lamuticus* на шельфе Шантарских о-вов (366 г/м²) и у корковых известковых водорослей (500 г/м² при покрытии 100 %). Известковые водоросли образуют один из второстепенных, но продуктивных слоев; из-за содержания извести их биомасса по сравнению с биомассой других водорослей высока и составляет 68—94 % от суммарной. Суммарная биомасса в фитоценозах 700—918 г/м². Биомасса красных водорослей составляет 97—100 %.

Видовой состав формации пластинчатых красных водорослей разнообразен. В отдельных фитоценозах содержится до 20 видов. Среди сопутствующих видов обычны *Rhodymenia pertusa*, *Phycodrys riggii*, *Pantoneura baerii*, *Euthora cristata*, *Callophyllis rhynchocarpa*, *Neoptilota asplenioides*, *Odonthalia ochotensis*, *O. dentata*, *Ptilota filicina*, *Tichocarpus crinitus*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Fimbrifolium dichotomum*, *Turnerella mertensiana*, *T. septentrionalis*. Их биомасса невелика — 0.04—28.4 г/м², что составляет 0.001—8 % от суммарной биомассы фитоценоза.

Формация корковых водорослей беднее по составу и состоит только из красных водорослей. Биомасса доминирующих видов в ней 30—144 г/м² и составляет 45.45—99.42 % от суммарной биомассы, которая колеблется в пределах 31.31—264 г/м². Среди сопутствующих видов следует отметить *Velatocarpus pustulosus*, *Phycodrys riggii*, *Pantoneura baerii*, *Crossocarpus lamuticus*, *Fimbrifolium capillaris*, *Scagelia pylaisaei*, *Odonthalia ochotensis*, *O. dentata*. Их биомасса составляет 0.013—11 г/м² (0.3—7 % от суммарной биомассы фитоценоза).

Переходы существуют не только между фитоценозами одной формации, но и между фитоценозами разных формаций. Примером таких переходов могут служить некоторые полидоминантные фитоценозы Шантарских о-вов: Laminaria appressirhiza + Agarum clathratum—Crossocarpus lamuticus — известковые корковые водоросли на скалистом грунте на глубине 13 м; Laminaria appressirhiza—Clathromorphum circumscriptum—Leptophytum laeve на скалистом грунте на глубине 10 м; Crossocarpus lamuticus—Clathromorphum circumscriptum—Leptophyllum laeve, Crossocarpus lamuticus—Velatocarpus pustulosus—Leptophyllum laeve. В первом из них биомасса ламинариевых составляет около 25 %, *Crossocarpus* и известковых — 32—34 % от суммарной биомассы. Во втором фитоценозе биомасса ламинарии составляет 29.76 %, известковых водорослей — 69.6 % от суммарной биомассы. В третьем фитоценозе биомасса *Crossocarpus* составляет 39.83 %, известковых — 54.41 %. Наконец, в последнем фитоценозе биомасса у *Crossocarpus* составляет 31.6 %, у *Velatocarpus* — 10.36 и у *Leptophyllum* — 58 %.

Флора литорали и сублиторали о-ва Сахалин своеобразна и бедна по сравнению с флорой материкового побережья Охотского моря. Грунты восточного побережья острова песчаные. Водоросли растут на рифах, отстоящих от берега на несколько десятков или сотен метров, и на мысах. На юге, на мысе Беллинсгаузена, на каменистом грунте в среднем горизонте литорали расположен фитоценоз Acrosiphonia sp.; в нижнем горизонте — Alaria ochotensis; в сублиторали на глубине 13—16 м — Agarum clathratum. На северной точке острова, на мысе Елизаветы, в среднем горизонте литорали на каменистом грунте формируется своеобразный фитоценоз, слагаемый мелкими, образующими дернины водорослями, — Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus—Halopteris dura. (Сходные фитоценозы обнаружены в заливе Ульбанском на глубине 1.5 м и в нижнем горизонте литорали). В нижнем горизонте расположен фитоценоз Fucus evanescens + Laminaria gurjanovae—Halopteris dura. Его сменяет фитоценоз переходного типа — Laminaria gurjanovae + Fucus evanescens. На глубине 3—4 м на заиленном каменистом грунте расположен фитоценоз Halosaccion microsporum, на валунной россыпи на глубине 2—5 м — Laminaria gurjanovae—Neohypophyllum middendorfii, на глубине 5—6 м — фитоценоз N. middendorfii.

В заливах Пильтун, Набиль на заиленном песке на глубине 1—2 м растет *Zostera marina*. Средняя биомасса этого вида равна 9480 г/м², максимальная — 23 700 г/м².

Итак, по видовому составу и количественным показателям растительные сообщества исследованного побережья Охотского моря могут быть подразделены на сообщества южных материковых заливов, западного открытого побережья, Шантарских о-вов и о-ва Сахалин. В литоральной зоне бурые водоросли преобладают по биомассе по всему побережью за счет высокой продуктивности *Fucus evanescens*. По богатству видового состава этой группы выделяются сообщества южных заливов. По биомассе и видовому составу красные водоросли преобладают в фитоценозах нижнего горизонта литорали западного побережья и островов. В сублиторальной зоне по всему побережью на глубине 0—11 м доминируют бурые ламинариевые водоросли, на глубине 11—20 м — красные пластинчатые и корковые водоросли. По видовому составу в сублиторали преобладают красные водоросли. Максимальная биомасса бурых водорослей отмечена на западном шельфе, красных водорослей — на островном шельфе. Самый продуктивный вид в Охотском море — *Fucus evanescens*, его максимальная биомасса достигает 22 180 г/м² (средняя биомасса 6777.25 г/м²). Биомасса-ламинариевых водорослей из группы доминантов растительных сообществ не превышает 4000 г/м². Максимальная биомасса доминирующих красных водорослей равна 3240 г/м².

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова Е. И. Морские водоросли северо-западной части Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1968а. Т. 5. С. 33—38.

Блинова Е. И. Видовой состав и распределение морских водорослей в Пенжинской губе // Океанология. 1968б. Т. 8. Вып. 2. С. 279—296.

Блинова Е. И. Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // Морские подводные исследования. М., 1969. С. 114—120.

Блинова Е. И. Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. Вып. 2. С. 252—259.

Блинова Е. И. Фитобентос литорали и сублиторали северной части Охотского моря (Тауйская губа, полуострова Кони и Пьягина) // Тр. Всесоюз. науч.-иссл. ин-та рыбного хозяйства и океаногр. 1977. Т. 124. С. 1—21.

Блинова Е. И., Возжинская В. Б. Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // Тр. Всесоюз. науч.-иссл. ин-та рыбного хозяйства и океаногр. 1974. Т. 99. С. 143—153.

Блинова Е. И., Зинова А. Д. Новый вид *Rhodymenia* из северо-восточной части Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 107—109.

Возжинская В. Б. Макрофиты морских побережий Сахалина // Исследования донной фауны и флоры дальневосточных морей и Тихого океана. 1964. С. 330—440. (Тр. Ин-та океанол. АН СССР. Т. 69).

Возжинская В. Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // Нов. сист. низш. раст. 1965а. Т. 2. С. 73—78.

Возжинская В. Б. Распределение водорослей у берегов западной Камчатки // Океанология. 1965б. Т. 5. Вып. 2. С. 348—353.

Возжинская В. Б. Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1966а. Т. 8. С. 153—174.

Возжинская В. Б. К экологии и распространению *Laminaria gurjanovae* A. Zin. // Бот. журн. 1966б. Т. 51. № 11. С. 1652—1653.

Возжинская В. Б. Новые водоросли для северных побережий Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 138—140.

Возжинская В. Б. Состав и закономерности распределения и продукции морского макрофитобентоса северо-бореальной подзоны СССР (на примере Белого и Охотского морей) // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л., 1978. С. 68—71.

Возжинская В. Б., Блинова Е. И. Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1970. Т. 88. С. 298—308.

Возжинская В. Б., Вишневская(Селицкая) Н. М. Редкие и новые виды водорослей для северных и западных побережий Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1968. Т. 5. С. 53—56.

Возжинская В. Б., Вишневская Н. М. Редкие и новые виды водорослей для западных побережий Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 34—36.

Возжинская В. Б., Селицкая (Вишневская) Н. М. Видовой состав, распределение и запасы фукоидов в Охотском море // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1970а. Т. 88. С. 281—287.

Возжинская В. Б., Селицкая (Вишневская) Н. М. Морская растительность прибрежья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // Там же. 1970б. С. 288—297.

Возжинская В. Б., Цапко А. С., Блинова Е. И. и др. Промысловые водоросли СССР. Справочник. М., 1971. 270 с.

Жакова Л. В. Эпилитные корковые кораллиновые водоросли Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1985.-Т. 22. С. 46—54.

Закс И. Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря // Изв. Тихоокеанск. науч.-промысл. станции. 1929. Т. 3. Вып. 2. С. 1—112.

Зинова А. Д. Список высших водорослей Охотского моря // П. В. Ушаков. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М., 1953. С. 321—327.

Зинова А. Д., Возжинская В. Б., Гусарова И. С. Фитогеографический состав и характеристика донной альгофлоры Охотского моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М., 1980. С. 4—29.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря с побережий Большого Шантарского острова // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 81—125.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1954. Вып. 9. С. 259—310.

Перестенко Л. П. Rhodomela larix (Turn.) C. Ag. на советском побережье Тихого океана // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 141—150.

Перестенко Л. П. О новых видах *Rhodymenia* Grev. и *Odonthalia* Lyngb. (*Rhodophyta*) // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 61—68.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. *Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) // Бот. журн. 1975а. Т. 60. № 12. С. 1676—1689.

Перестенко Л. П. Gloiopeltis furcata (Post. et Rupr.) J. Ag. на северо-западном побережье Тихого океана // Нов. сист. низш. раст. 1975б. Т. 12. С. 152—160.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. *Turnerella* Schmitz, *Opuntiella* Kylin (*Solieriaceae*, *Gigartinales*) // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 39—50.

Перестенко Л. П. Род *Odonthalia* Lyngb. в морях Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 33—41.

Перестенко Л. П. О видах рода *Callophyllis* Kütz. (*Kallymeniaceae*, *Rhodophyta*) в морях Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 39—47.

Перестенко Л. П. Виды *Porphyra*·Ag. в дальневосточных морях СССР. I // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 99—114.

Перестенко Л. П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // Нов. сист. низш. раст. 1983а. Т. 20. С. 35—45.

Перестенко Л. П. Род *Phycodrys* Kütz. и его характерные признаки // Там же. 1983б. С. 45—50.

Перестенко Л. П. Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 41—50.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители сем. *Crossocarpaceae* // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 88—97.

Перестенко Л. П. Фитоценозы литорали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 36—46.

Перестенко Л. П. Фитоценозы сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 41—55.

Петров Ю. Е. Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria Lamour.* // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 47—58.

Петров Ю. Е., Возжинская В. Б. Новые род и вид ламинариевых водорослей из Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1966. Т. 3. С. 100—102.

Петров Ю. Е., Возжинская В. Б. Новые виды рода *Laminaria* из Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1970. Т. 7. С. 81—87.

Петров Ю. Е., Суховеева М. В. Laminaria multiplicata sp. nov. из Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 51—53.

Потехина А. В. Распределение и видовой состав макрофитов сублиторали о-ва Большой

Шантар (Охотское море) // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Сб. ТИНРО. Владивосток, 1972. Вып. 7. С. 100—108.

Потехина А. В., Паймеева Л. Г. Морские водоросли, новые для побережья Шантарских островов // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 37—39.

Рыбаков О. С. Промысловые водоросли прибрежных вод Шантарских островов // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 15. С. 160—164.

Суховеева М. В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1976. Т. 100. С. 144—149.

Ruprecht F. J. Algae Ochotenses. St. Petersburg, 1850. 243 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

Species composition, structure and distribution of the algal communities of the south-western coast of the Okhotsk Sea and the Shantar Islands are described.

УДК 581.524.3

© В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко, Л. А. Кирикова, В. И. Трофимец

АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ В СОСНЯКЕ ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ.
II. ЭКОТОПИЧЕСКАЯ СИСТЕМА АССОЦИАЦИЙ

V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, L. A. KIRIKOVA, V. I. TROPHIMETS. AUTOGENIC SUCCESSIONS IN LICHEN-MOSS PINE FORESTS. II. ECOTOPIC SYSTEM OF ASSOCIATIONS

В ассоциацию входят фитоценозы, занимающие определенное место в динамических рядах, со сходным строением древостоя и одинаковыми преобладающими типами пятен. Основными рядами развития фитоценозов являются экотопический климакс, нормальные и аберрационные демутационные ряды. Все выделенные ассоциации объединены в динамические ряды, представляющие собой экотопическую систему ассоциаций.

Эта статья является продолжением ранее опубликованной (Ипатов и др., 1995). Монографическое описание типа леса можно сделать лишь с учетом его динамики (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991; Ипатов, Герасименко, 1992). Изучение динамики в значительной мере сводится к исследованию автогенных сукцессий лесных фитоценозов, описанию фаз сукцессий и построению временны́х рядов (сетей) развития данного типа леса. Заключительным этапом является классификация фитоценозов с учетом возрастного строения и жизненности древостоя и напочвенного покрова (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов). Выделенные элементарные таксономические единицы растительности — ассоциации — необходимо соотнести друг с другом, упорядочить во временны́е ряды или сети, построив единую систему ассоциаций, фитоценозы которых формируются в одинаковых экотопах. Таким образом, цель настоящего исследования — реконструкция хода сукцессий сосняка лишайниково-зеленомошного и построение единой экотопической системы ассоциаций.

Сосняк лишайниково-зеленомошный представляет собой простой по строению тип леса, развитие которого происходит без смены эдификатора. Функциональная и пространственная структуры сообществ этого типа леса изучены нами достаточно подробно, так как он служил базовым объектом для разработки динамических принципов типологии. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского оз. в Олонецком районе Карелии. Изучаемые сообщества приурочены к узкой прибрежной полосе (до 1.5 км шир. и 12 км дл.). Для этой территории характерен дюнный ландшафт, сформировавшийся под действием постоянно дующих с Ладожского оз. ветров: это система дюн из 6—8 гряд, протянувшихся с северо-запада на юго-восток. Превышения высот вершин дюн над междюнными понижениями составляют от 1 до 5 м. Изучаемые сообщества находятся в пределах одного экотопа (Ипатов и др., 1991).

Исследованы сосняки с разной сомкнутостью древостоя. Древостои одновозрастные и ступенчато-разновозрастные. Максимальный возраст 120—140 лет (на пе́рвой от Ладожского оз. облесенной дюне встречаются одиночные 200-летние сосны). Значительные площади занимают редкостойные приспевающие насаждения со 2-м ярусом из сосны 30—40-летнего возраста. Довольно широко представлены молодняки разной плотности. Многие сообщества неоднократно нарушены беспорядочными рубками и пожарами.

Мохово-лишайниковый покров образован в основном кустистыми лишайниками *Cladina arbuscula*,[1] *C. rangiferina* и зелеными мхами *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*. Напочвенный покров может быть либо чисто лишайниковым или зеленомошным, либо смешанным пятнистым. Травяно-кустарничковый ярус образован главным образом *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* и *Festuca ovina* со значительным участием в разреженных сосняках *Arctostaphylos uva-ursi*, а в сомкнутых — *Vaccinium myrtillus*.

Построение экотонической системы ассоциаций не представляется возможным без подробного фитоценотического анализа видового состава напочвенного покрова всех фаз сукцессий, особенно анализа временных взаимоотношений разных видов и отношения видов к разного рода внешним воздействиям. Подобный анализ проведен, результаты его изложены в предыдущей статье, посвященной автогенным сукцессиям, о которой уже упоминалось выше (Ипатов и др., 1995). Информация о принадлежности видов к эколого-фитоценотическим группам разных фаз сукцессий содержится в табл. 1. Из-за неоднородности сложения фитоценозов, четко выраженной на двух уровнях — в сложении древостоя и напочвенного покрова, невозможно приступить непосредственно к классификации фитоценозов. Необходимо предварительно рассмотреть динамику на уровне пятен доминирования напочвенного покрова, а затем — на уровне фитоценозов. Типы пятен напочвенного покрова мы выделяем по господствующим и согосподствующим видам травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Для одного типа фитоценозов (ассоциации) может быть характерно множество типов пятен. В ассоциацию входят фитоценозы, занимающие одинаковое место в динамических рядах, со сходным строением (и возрастным состоянием) древостоев, с одинаковыми преобладающими типами пятен. При определении места каждой конкретной ассоциации в системе динамических рядов (сетей) при построении экотонической системы ассоциаций основополагающим признаком следует считать состояние древостоя, поскольку от него зависит формирование напочвенного покрова.

Далее остановимся кратко на определении основных рядов развития фитоценозов в пределах отражающей автогенез растительного покрова высшей таксационной единицы — экотопической системы ассоциаций. Заключительной стадией развития растительности в определенном экотоне является экотонический климакс. Его мы рассматриваем как совокупность состояний, в которых реализованы все возможности флоры в данном экотопе. Это — состояние максимального соответствия растительности и среды. Климакс не статичен, его можно рассматривать как совокупность некоторых стадий. Мы различаем три стадии (или фазы) климакса. Стадия кульминации климакса представлена сообществами с разновозрастным, предельно плотным древостоем и максимально развитым напочвенным покровом. На стадии разрушения (или деградации) климакса происходит разрежение верхнего яруса древостоя в связи с биологическим старением деревьев. При появлении возобновления на этой стадии сообщество переходит в стадию восстановления климакса. Последовательные стадии восстановления сообщества после деструкции внешними воздействиями образуют демутационные ряды. Мы различаем нормальные и аберрационные демутационные ряды. В нормальном демутационном ряду плотность древостоя (1- или 2-ярусного) предельно возможная для данного экотопа, т. е. возможности экотопа реализованы растениями полностью. В аберрационном ряду древостой изрежен. В демутационных рядах на уровне пятен доминирования в напочвенном покрове условно можно выделить стадии развития. В аберрационном ряду их четыре — заселения, релаксации и две собственно стадии развития. В нормальном ряду — две стадии развития.

В динамической классификационной системе должны учитываться и ненаправ-

---

[1] Названия растений приведены по сводкам С. К. Черепанова (1981), Г. В. Железновой (1994) и «Определителю лишайников СССР» (1978).

ТАБЛИЦА 1

Основные виды разных фаз сукцессий сухих сосняков

Виды	Эколого-фитоценотические группы	Условные обозначения
Chamerion angustifolium	Д	C. a.
Hieracium pilosella	Д	H. p.
Rumex acetosella	Д	R. a.
Antennaria dioica	ДА	A. d.
Arctostaphylos uva-ursi	ДА	A. u.
Convallaria majalis	ДА	C. m.
Dianthus deltoides	ДА	D. d.
Festuca ovina	ДА	F. o.
Lerchenfeldia flexuosa	ДА	L. f.
Luzula pilosa	ДА	L. p.
Solidago virgaurea	ДА	S. v.
Thymus serpyllum	ДА	T. s.
Calluna vulgaris	ПА	C. v.
Polytrichum piliferum, P. juniperinum, Ceratodon purpureum, Pohlia nutans	ПДА	[P. p.]
Cladonia coccifera, C. cornuta, C. crispata, C. deformis. C. gracilis, C. pyxidata, C. verticillata	А	[C. c.]
Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris, Cladonia mitis, C. uncialis, Cetraria islandica	АКк	[C. a.]
Empetrum nigrum	АН	E. n.
Lycopodium clavatum	АН	L. c.
Diphasiastrum complanatum	АН	D. c.
Vaccinium vitis-idaea	АНКрКк	V. v.
Melampyrum pratense	НКр	M. p.
Linnea borealis	НКк	L. b.
Maianthemum bifolium	НКк	M. b.
Trientalis europaea	НКкКр	T. e.
Vaccinium myrtillus	НКк	V. m.
V. uliginosum	НКк	V. u.
Dicranum rugosum, D. scoparium, Hylocomium proliferum, Pleurozium schreberi	НКкКр	[P. s.]

Примечание. Эколого-фитоценотические группы: Д — деструкционная, П — постпожарная, А — аберрационная, Н — характерная для нормального ряда, Кк — кульминации климакса, Кр — разрушающегося климакса.

ленные изменения сообществ — флуктуации. В исследуемом типе леса флуктуации имеют место, но не приводят к таким изменениям сообществ, с которыми следовало бы считаться при выделении типов пятен и ассоциаций. Наши наблюдения показали, что в сосняках господствующие и согосподствующие виды при флуктуациях не изменяют своего ценотического положения (значения).

Типы пятен климаксовых состояний, нормальных и аберрационных демутационных рядов приведены в табл. 2—4 (обзор этих пятен см. далее). В тип пятен входят пятна с одинаковым набором господствующих и согосподствующих видов в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах. Особенности сложения пятен отражены в названии типа пятен. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют, как правило, 1, 2, реже 3 вида, которые обозначены первыми буквами латинских названий видов, полностью приведенных в табл. 1. В некоторых случаях господствующим (или согосподствующим) среди трав и кустарничков может быть любой вид определенной эколого-фитоценотической группы (условные обозначения этих групп заключены в квадратные скобки), названия групп приведены в табл. 1. Мохово-лишайниковый ярус представлен в основном группами видов лишайников или мхов. Условные обозначения групп — это сокращенные названия наиболее часто встречающихся видов. Таких групп четыре: кустистые лишайники, зеленые мхи, пионерные мхи, бокальчатые лишайники.

Названия ассоциаций составлены следующим образом. Все ассоциации (за исключением климаксовых) пронумерованы. Их номера соответствуют номерам ассоциаций на схеме экотопической системы ассоциаций (см. рисунок). Климаксовые ассоциации описаны в тексте и не отражены на схеме. Далее в названии отмечена принадлежность данной ассоциации к динамическому ряду (Кк — кульминация климакса, Кр — разрушающийся климакс (деградация климакса), Кв — восстановление климакса, А — аберрационный ряд, Н — нормальный ряд). Далее указана господствующая порода — Pin. s. (*Pinus sylvestris*). В круглых скобках перечислены (через точку с запятой) возможные состояния древостоя. Ярусы древостоя обозначены римскими цифрами, возрастные состояния древостоя — их условными обозначениями (В — возобновление, до 10 лет; М — молодняк, 10—40 лет; Ср — средневозрастный, 40—60 лет; Пр — приспевающий, 60—80 лет; С — спелый, 80—100 лет; П — перестойный, более 100 лет). Затем приведена характеристика напочвенного покрова фитоценоза в целом, в основу которой положены пятна доминирования. В случае, когда кустистые лишайники распределены мелкими латками, клочками (при небольшом обилии), эта группа видов отмечена звездочкой.

Приводим далее обзор выделенных типов пятен и ассоциаций с учетом их приуроченности к соответствующим динамическим рядам. Как уже отмечалось, наиболее полная гармония экотопа и растительности наблюдается в тот период, когда фитоценоз данного типа леса находится в стадии кульминации климакса. Важным признаком кульминации климакса является наличие циклично разновозрастного или относительно разновозрастного строения древостоя. Сосновые насаждения с подобным строением, когда стираются границы между поколениями, встречаются крайне редко. Причиной этого служат пожары. «Оборот огня» в сосновых лесах, по данным И. М. Стратоновича (1932), составляет 40—60 лет. В результате формируются одновозрастные и ступенчато разновозрастные древостои (Комин, 1967). Наиболее часто встречаются относительно одновозрастные древостои, разница в возрасте отдельных деревьев достигает 20 лет. В таких насаждениях примерно 100-летнего возраста отмечается массовый подрост в угнетенном состоянии. С. Н. Санников (1981) полагает, что в северотаежных сосняках возраст 30—40 лет — максимальный возраст подроста при достаточно высокой сомкнутости древесного полога. Подобные древостои сохраняются до стадии естественного распада. В результате наших исследований (Герасименко, Ипатов, 1984) было показано, что низовые пожары являются фактором интенсивного изреживания древостоев главным образом в результате гибели молодого поколения с низким расположением крон. Абсолютно разновозрастный древостой в сухих сосняках образоваться не может по двум причинам: во-первых, в результате пожаров отдельные поколения в молодом возрасте гибнут; во-вторых, мощный моховой ковер служит препятствием для возобновления сосны; ее возобновление обычно появляется после деградации мохового ковра в связи с естественным распадом верхнего полога древостоя. В климаксовых сообществах могут быть древостои 2-, реже 3-ярусного сложения. Важно, чтобы в таких сообществах послепожарный период был достаточно длительным и за этот срок успел сформироваться сплошной напочвенный покров с минимальными следами пожара.

В исследуемом районе кульминация климакса реализуется в фитоценозах с 2-, иногда и 3-ярусным древостоем (сомкнутость 0.6—0.7). 1-й ярус составляет перестойное поколение, обычно крайне разреженное, 2-й — средневозрастные древостои либо молодняк (в 3-ярусном второе поколение образует приспевающий древостой, третье — молодняк). Сомкнутость древостоя 0.6—0.7 (сквозистость 30—50 %).

ТАБЛИЦА 2

Типы пятен климаксовых сообществ сосняка лишайниково-зеленомошного

Стадии климакса		
кульминация	деградация	восстановление
[P. s.]	I [C. a.]	I [C. a.]
E. n.—[P. s.]	[C. a.] + [P. s.]	[C. a.] + [P. s.]
V. v.—[P. s.]	E. n.—[C. a.] + [P. s.]	E. n.—[C. a.] + [P. s.]
E. n.+V. v.—[P. s.]	V. v.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.—[C. a.] + [P. s.]
V. m.—[P. s.]	E. n.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	L. f.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+V. m.—[P. s.]	V. m.—[C. a.] + [P. s.]	E. n.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+E. n.+V. m.—[P. s.]	V. v.+V. m.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.+V. m.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+V. m.+HKk—[P. s.]	V. v.+HKk—[C. a.] + [P. s.]	V. v.+L. f.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+HKk—[P. s.]	V. m.+C. v.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.+V. m.+L. f.—[C. a.] + [P. s.]
V. m.+HKk—[P. s.]	C. v.—[C. a.] + [P. s.]	II [P. s.]
HKk—[P. s.]	C. v.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	E. n.—[P. s.]
	C. v.+E. n.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.—[P. s.]
	II [C. a.]	V. m.—[P. s.]
	V. v.—[C. a.]	E. n.+V. v.—[P. s.]
	V. v.+C. v.—[C. a.]	V. v.+V. m.—[P. s.]
		V. v.+E. n.+V. m.—[P. s.]
		V. v.+L. f.—[P. s.]

Наиболее распространенные типы пятен приведены в табл. 2. Зеленые мхи образуют сплошной ковер. Мощная оторфованная подстилка является благоприятным субстратом для видов травяно-кустарничкового яруса. Наиболее характерны для этих местообитаний черника и виды «еловой» свиты (группы кульминации климакса). Нами выделена одна ассоциация кульминации климакса.

В конкретных фитоценозах может быть представлена любая комбинация этих систем.

Acc. Кк; Pin. s. (IП, IIСр, IIIМ; IП, IIСр; IП, IIМ) — V. m. — [P. s.].

В пределах этой ассоциации по строению древостоя можно выделить три социации.

Деградация климакса представлена двумя ассоциациями, отражающими две стадии деградации.

Acc. Кр; Pin. s. (IП; IП, IIВ) — V. v. — [C. a.] + [P. s.].

Acc. Кр; Pin. s. (IП) — V. v. — [C. a.].

В первой ассоциации сомкнутость древостоя не выше 0.3—0.4 (сквозистость 50—60 %). Напочвенный покров образован теми же травами и кустарничками, что и в ассоциации кульминационного климакса. Небольшими куртинами разрастается *Calluna vulgaris* там, где этот вид до этого сохранялся. *Vaccinium myrtillus* имеет более низкую жизненность: мелкие плоды и листья (часто окрашенные антоцианом). Мощность зеленомошного ковра невелика. На поверхности зеленых мхов мелкими латками разрастаются лишайники. Напочвенный покров образован комбинациями пятен, указанных в табл. 2 (группа пятен I стадии деградации). На этой стадии возобновление сосны, если оно имеется, еще не оказывает никакого влияния на напочвенный покров.

Во второй ассоциации древостой образован перестойными деревьями высших для этих условий обитания классов возраста (160—180 лет), сомкнутость полога не выше 0.3 (сквозистость 70—80 %). Обычно имеется возобновление сосны 10—15 лет, плотности которой достаточно для формирования в дальнейшем нормального древостоя. Пестрота напочвенного покрова невелика. Он представлен комбинацией пятен, указанных в табл. 2 (группа пятен II стадии деградации). Зеленые мхи исчезли и заменены кустистыми лишайниками. Кустарнички представлены брусникой и вереском хорошей жизненности. В лишайниковом ковре нередко образуются «трещины» между латками лишайника, в них создаются наиболее благоприятные условия для возобновления сосны. В проведенных ранее исследованиях было показано (Ипатов, Голубицкая, 1987), что интенсивность возобновления зависит в основном от характера напочвенного покрова. В зеленомошно-лишайниковом покрове соотношение числа сосен до 3—4 лет, укоренившихся среди лишайников, зеленых мхов и в трещинах между латками лишайников, 1 : 0.7 : 5.6. В лишайниковом покрове соотношение числа всходов кустистых лишайников в покрове из бокальчатых кладоний, политриховых мхов и в «трещинах» лишайникового ковра 1 : 7.2 : 15.6. Приведенные соотношения свидетельствуют о том, что всходы сосны приурочены в основном к трещинам в лишайниковом ковре.

Фаза восстановления климакса представлена следующей ассоциацией.

Асс. Кв; Pin. s. (IП, IIМ) — V. v. — [C. a.]. + [P. s.].

В древостое формируется молодое поколение сосны, за счет которого сомкнутость полога (с учетом яруса перестойных деревьев) достигает 0.4—0.5. Характерны типы пятен с участием кустистых лишайников и зеленых мхов (табл. 2 — группа пятен I стадии восстановления). В группах молодняка создаются условия для разрастания зеленых мхов, которые начинают доминировать. В плотных группах молодняка формируется сплошной зеленомошный покров (типы пятен в табл. 2 — группа пятен II стадии восстановления). По мере развития древостоя фитоценозы переходят в стадию кульминации климакса. Так образуется замкнутый климаксовый цикл.

Деградация (естественное разрушение) древостоя при климаксе предопределена биологическим старением деревьев. При угасании жизненных процессов деревья в большей мере поражаются насекомыми и грибами, ослабевает их сопротивляемость напору ветра, в результате происходит постепенный вывал деревьев, разрушение древостоя, этим и объясняется неустойчивость климакса, его динамика.

Разрушение древостоя (и фитоценоза в целом) может произойти и в более раннем возрасте по причинам не биологического характера, под влиянием внешних факторов. Такое разрушение мы называем деструкцией. Внешними факторами могут быть сильные ветры, верховые пожары, интенсивные низовые пожары. При низовом пожаре огонь может повредить камбий в комлевой части стволов деревьев, что приводит к их гибели (Комарова, 1992). Кроме того, часть деревьев, ослабленных после пожара, подвергается грибковым заболеваниям и воздействию насекомых-вредителей. Отдельно стоящие деревья подвержены ветровалу. Основным же видом деструкции является рубка деревьев. Деструкция древостоя сопровождается разрушением напочвенного покрова. Можно различать пирогенную и механическую деструкции напочвенного покрова.

I стадию восстановления растительного покрова мы называем «заселением». Типы пятен этой стадии приведены в табл. 3. Размеры пятен колеблются в широком диапазоне — от десятков квадратных сантиметров до сотен квадратных метров. Набор видов определяется особенностями грунта: это грунт с наличием горелых органических остатков либо оголенный песчаный грунт после механических нарушений. Процесс заселения после пожара происходит в определенной, хорошо изученной последовательности (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960; Магомедова, 1981). Первыми поселяются верхоплодные мхи с обильным спороношением (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и др.), затем господство переходит к *Polytrichum piliferum*, который в свою очередь вытесняется бокальчатыми и трубчатыми кладониями (*Cladonia deformis*, *C. cornuta*, *C. pixidata*, *C. gracilis* и др.). Завершается этот процесс (в отсутствие сомкнутого древостоя) господством кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и др., позднее — *C. stellaris*). Аналогично протекает постпирогенная сукцессия и в изученном нами массиве сосняков (Самойлов, Ипатов, 1996). Но в отличие от указанной последовательности уже на первых этапах заселения появляются часто в большом обилии *Festuca ovina*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*.

После полного механического разрушения напочвенного покрова территорию наряду с видами, характерными и для последующих стадий развития (овсяница, вереск, толокнянка), заселяют и такие виды, как *Calamagrostis epigeios*, *Chamerion angustifolium*, *Convallaria majalis*, *Antennaria dioica* и др. Обилие мхов и лишайников значительно меньше, чем при заселении после пожаров. Строение пятен очень простое — они состоят из 1 либо из 2—3 видов. В надземной части покров не сомкнут. Комбинации видов в конкретных пятнах носят случайный характер и определяются поступлением зачатков.

На стадии релаксации субстрат уже трансформирован растительностью, происходит заселение территории прежде всего разрастающимися кустистыми лишайниками. В постпирогенных пятнах снижается участие бокальчатых и трубчатых лишайников и политриховых мхов. В пятнах, образовавшихся после механических нарушений, эти виды могут появиться, но участие их в покрове незначительное. Набор и соотношение видов, образующих пятно, часто оказываются одинаковыми как после пирогенных, так и после механических деструкций. Характер деструкции может быть установлен только по наличию или отсутствию сгоревшей органики. Типы пятен заселения и релаксации могут быть также представлены в фитоценозах климакса и нормального демутационного ряда. Однако эти пятна небольших размеров и образуются они при локальном нарушении напочвенного покрова. При неполном разрушении его могут сразу же образовываться пятна стадии релаксации.

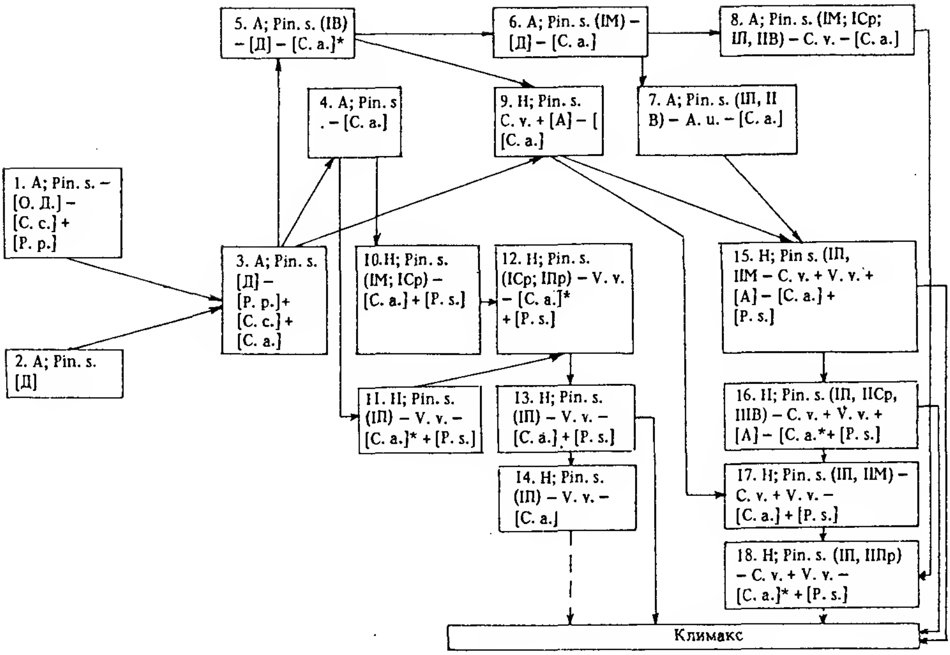
Пятна напочвенного покрова стадий заселения и релаксации мы относим к начальным стадиям аберрационного ряда (табл. 3). Эти пятна отличаются тем, что развиваются без древостоя. В принципе сосна может поселиться уже на этих стадиях, однако возобновление пока еще не образует сомкнутого полога и не оказывает заметного влияния на напочвенный покров. По определению (Ипатов, 1990), аберрационные ряды образуют фитоценозы с разреженным (сомкнутость до 0.4) по сравнению с нормальным древостоем. Эти пятна представляют собой фитоценозы, так как относительно однородны и могут существовать самостоятельно вне данного окружения. Исходя из этого типы пятен можно квалифицировать как ассоциации. Они объединяют пятна с одинаковыми господствующими (согосподствующими) видами. Однако такое выделение ассоциаций излишне дробное, к тому же пятна несопоставимы по размеру с фитоценозами других стадий развития (с наличием древесного яруса). Совокупность всех расположенных рядом пятен стадии заселения или релаксации сравнима по размерам с одним фитоценозом стадии развития аберрационного ряда с развитым древостоем. Учитывая это обстоятельство, мы условно выделяем ассоциацию стадии заселения после пожаров и ассоциацию стадии заселения после механических деструкций, которые образованы любой комбинацией соответствующих типов пятен. Стадия релаксации представлена ассоциацией, объединяющей типы пятен с деструкционными видами.

На I стадии развития аберрационного ряда формируется ковер из кустистых лишайников, исчезают постпирогенные и деструкционные виды, разрастаются собственно аберрационные виды (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*). Появляется (иногда в значительном обилии) *Vaccinium vitis-idaea*. На этой стадии могут встречаться фитоценозы значительных размеров, образованные сплошным ковром из кустистых лишайников, без древостоев, но они достаточно редки. Древостой находится в фазе возобновления или молодняка. К этой стадии развития относятся также фитоценозы со средневозрастным и перестойным древостоем низкой сомкнутости (до 0.4). Таким образом, если плотность древостоя в сообществе невелика, то напочвенный покров в таком сообществе может сохраняться в неизменном виде на протяжении жизни этого поколения до появления возобновления. И все же даже разреженный древостой, как правило, неоднороден. В нем имеются группы с такой сомкнутостью крон, которая позволяет внедряться в напочвенный покров зеленым мхам. Поэтому в аберрационном ряду выделяются пятна со смешанным зеленомошно-лишайниковым покровом — это типы пятен III стадии развития (табл. 3). Отметим, что в фитоценозах, где встречаются зеленомошно-лишайниковые пятна, по площади преобладают все же пятна I стадии развития.

ТАБЛИЦА 3

Типы пятен напочвенного покрова в аберрационных демутационных рядах

	Стадии развития		
заселение	I (релаксация)	II	III
При пирогенной	[P.p.]+[C.a.]	[C.a.]	[P.s.]+[C.a.]
деструкции	[C.c.]+[C.a.]	Au—[C.a.]	Au—[P.s.]+[C.a.]
[P.p.]	[C.c.]+[P.p.]+[C.a.]	Au+F.o.—[C.a.]	Au+F.o.—[P.s.]+[C.a.]
[P.p.]+[C.a.]	Au+F.o.—[P.p.]+[C.a.]	Au+C.v.—[C.a.]	Au+C.v.—[P.s.]+[C.a.]
[P.p.]+[C.c.]	Au+C.v.—[P.p.]+[C.a.]	Au+C.v.+F.o.—[C.a.]	Au—[P.p.]+[P.s.]+[C.a.]
F.o.	Au+F.o.—[C.c.]+[P.p.]+[C.a.]	Au+V.v.—[C.a.]	C.v.—[P.s.]+[C.a.]
F.o.—[P.p.]	Au+F.o.+Ad.—[C.a.]	Au+T.s.+F.o.—[C.a.]	C.v.+L.f.—[P.s.]+[C.a.]
F.o.—[C.a.]+[C.c.]+[P.p.]	C.v.—[P.p.]+[C.a.]	Au+F.o.+H.p.—[C.a.]	C.v.—[P.p.]+[P.s.]+[C.a.]
C.a.—[P.p.]	C.v.—[P.p.]+[C.c.]+[C.a.]	Au+C.e.—[C.a.]	C.v.+V.v.—[P.s.]+[C.a.]
C.e.	C.v.+F.o.—[P.p.]+[C.a.]	Au+L.f.—[C.a.]	C.v.+V.v.+E.n—[P.s.]+[C.a.]
[C.a.]	C.v.+F.o.+Ad.—[C.a.]	C.v.—[C.a.]	C.v.+V.v.+D.c.—[P.s.]+[C.a.]
C.v.—[P.p.]+[C.c.]	F.o.—[C.c.]+[C.a.]	C.v.+F.o.—[C.a.]	C.v.+T.s.+C.m.—[P.s.]+[C.a.]
[C.a.]+[P.p.]	F.o.—[P.p.]+[C.a.]	C.v.+V.v.—[C.a.]	F.o.—[P.s.]+[C.a.]
При механической	F.o.—[P.p.]+[C.c.]+[C.a.]	C.v.+D.c.+V.v.—[C.a.]	F.o.+V.v.—[P.s.]+[C.a.]
деструкции	F.o.+T.s.+R.a.—[P.p.]+[C.a.]	F.o.—[C.a.]	F.o.+Ad.—[P.s.]+[C.a.]
Au.	F.o.+T.s.+R.a.—[C.a.]	F.o.+T.s.—[C.a.]	D.c.+V.u.+E.n—[P.s.]+[C.a.]
Au+F.o.	D.c.—[P.p.]+[C.a.]	F.o.+T.s.+C.a.—[C.a.]	
Au+V.v.+F.o.	T.s.—[P.p.]+[C.a.]	F.o.+T.s.+S.v.—[C.a.]	
Au+V.v.+E.n.		F.o.+R.a.—[C.a.]	
C.v.+F.o.+L.f.		F.o.+C.m.—[C.a.]	
C.a.+L.f.		F.o.+H.p.+Ad.—[C.a.]	
R.a.+F.o.		D.c.—[C.a.]	
R.a.		T.s.—[C.a.]	
Ad.		V.v.—[C.a.]	
[P.p.]		C.a.+H.p.—[C.a.]	
		C.e.—[C.a.]	
		E.n.—[P.s.]+[C.a.]	
		V.v.—[P.s.]+[C.a.]	
		L.f.—[P.s.]+[C.a.]	
		[P.p.]+[P.s.]+[C.a.]	


5. A; Pin. s. (IB) – [Д] – [C. a.]*
6. A; Pin. s. (IM) – [Д] – [C. a.]
8. A; Pin. s. (IM; ICp; IП, IIB) – C. v. – [C. a.]
4. A; Pin. s . – [C. a.]
9. H; Pin. s. C. v. + [A] – [[C. a.]
7. A; Pin. s. (IП, II B) – A. u. – [C. a.]
1. A; Pin. s. – [O. Д.] – [C. c.] + [P. p.]
3. A; Pin. s. [Д] – [P. p.]+ [C. c.] + [C. a.]
10.H; Pin. s. (IM; ICp) – [C. a.] + [P. s.]
12. H; Pin. s. (ICp; IПp) – V. v. – [C. a.]* + [P. s.]
15. H; Pin s. (IП, IIM – C. v. + V. v. + [A] – [C. a.] + [P. s.]
2. A; Pin. s. [Д]
11. H; Pin. s. (IП) – V. v. – [C. a.]* + [P. s.]
13. H; Pin. s. (IП) – V. v. – [C. a.] + [P. s.]
16. H; Pin. s. (IП, IICp, IIIB) – C. v. + V. v. + [A] – [C. a.*+ [P. s.]
14. H; Pin. s. (IП) – V. v. – [C. a.]
17. H; Pin. s. (IП, IIM) – C. v. + V. v. – [C. a.] + [P. s.]
18. H; Pin. s. (IП, IIПp) – C. v. + V. v. – [C. a.]* + [P. s.]
Климакс

Экотопическая система ассоциаций сосняка лишайниково-зеленомошного.

Далее следует краткая характеристика ассоциаций аберрационного ряда; временные взаимоотношения ассоциаций показаны на рисунке.

1. Асс. А; [П, Д]—[С.с] + [Р. р.].

Ассоциация представляет собой совокупность фитоценозов, образованных любой комбинацией пятен стадии заселения после пожаров.

2. Асс. А; [Д].

Ассоциация образована любой комбинацией типов пятен фазы заселения после механических деструкций.

3. Асс. А; [Д]—[Р. р.] + [С. с.] + [С. а.].

В этой ассоциации возможна любая комбинация типов пятен фазы релаксации.

4. Асс. А; [С. а.].

Ассоциация включает в себя фитоценозы со сплошным ковром из кустистых лишайников, древостой отсутствует.

5. Асс. А; Pin. s. (IB)—[Д]—[С. а.].

В фитоценозах этой ассоциации имеется возобновление сосны, в напочвенном покрове преобладают деструкционные виды, образующие пятна, характерные для стадии релаксации; кустистые лишайники образуют отдельные латки, клочки.

6. Асс. А; Pin. s. (IM)—[Д]—[С. а.].

Древостой представлен молодняками. Напочвенный покров состоит из типов пятен фазы релаксации, формируются крупные пятна кустистых лишайников либо сплошной лишайниковый ковер.

7. Асс. А; Pin. s. (IП, IIB)—A. u.—[С. а.].

Фитоценозы этой ассоциации существуют длительное время, по-видимому из-за задержки возобновления сосны. Напочвенный покров состоит из комбинации типов пятен I стадии развития с участием *Arctostaphylos uva-ursi*. Толокнянка образует кольца или сплошные крупные пятна. Ассоциация широко представлена в исследуемом массиве описаний.

8. Асс. А; Pin. s. (IM; ICp.; IП; IIB)—C. v.—[С. а.].

Представлена типами пятен с развитым ковром кустистых лишайников со значи-

ТАБЛИЦА 4

Типы пятен нормального демутационного ряда

<table>
<tr><th colspan="2">Стадии развития</th></tr>
<tr><th>I</th><th>II</th></tr>
<tr><td>|C. a.|+|P. s.|</td><td>|P. s.|</td></tr>
<tr><td>A. u.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>A. u.+E. n.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>A. u.+V. v.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>A. u.+E. n.+V. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>C. v.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>C. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>C. v.+V. v.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>C. v.+V. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>C. v.+E. n.+V. v.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>F. o.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>C. v.+V. v.+D. c.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>F. o.+V. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>C. v.+V. v.+V. m.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>F. o.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>E. n.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>F. o.+V. v.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.+L. f.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>F. o.+V. v.+E. n.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.+E. n.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>L. f.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.+D. c.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>V. v.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.+E. n.+D. c.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>E. n.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.+L. f.+T. e.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td>V. v.+L. f.—|C. a.|+|P. s.|</td><td>V. v.+T. e.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td></td><td>V. v.+E. n.+T. e.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td></td><td>V. m.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td></td><td>V. m.+V. v.+T. e.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td></td><td>V. m.+V. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td></td><td>V. m.+E. n.+V. v.—|P. s.|</td></tr>
<tr><td></td><td>V. m.+L. b.—|P. s.|</td></tr>
</table>

тельным участием *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*, нередко — *Vaccinium vitis-idaea*, т. е. преобладают пятна I стадии развития, но без толокнянки или с очень незначительным ее участием. Нередко встречаются пятна II стадии развития (в том числе и с участием зеленых мхов), но размеры их невелики и общая площадь незначительна. Фитоценозы ассоциаций 7 и 8 могут существовать длительное время до появления плотного подроста сосны или деструкций.

Как уже отмечалось, на любом этапе аберрационного ряда, начиная с фазы заселения, возможно появление обильного возобновления сосны. Густота возобновления может быть достаточной для формирования нормального древостоя — древостоя с оптимальной для данного экотопа плотностью. К фитоценозам с нормальным древостоем мы относим сообщества с сомкнутостью древесного полога 0.5 и выше. Такие фитоценозы (и ассоциации) образуют нормальный демутационный ряд. В нормальном ряду наибольшая сомкнутость древостоя наблюдается в молодняках, существенно влияющих на напочвенный покров. Уменьшение светового довольствия и смягчение температурного режима под пологом древостоя приводят к быстрому вытеснению лишайников зелеными мхами и формированию мохового ковра. Вследствие этого исчезают деструкционные виды и появляются виды нормального демутационного ряда и кульминации климакса (табл. 4).

Таким образом, нормальный демутационный ряд начинает формироваться с сообществ, в которых древостой находится в состоянии молодняка, отдельные деревья смыкаются и их влияние на нижние ярусы проявляется вполне определенно. На уровне пятен доминирования удалось достаточно четко выделить только две стадии в их изменениях, различающиеся главным образом сложением мохово-лишайникового яруса (табл. 4). На I стадии основу пятен составляет смешанный ковер лишайников и зеленых мхов. В травяно-кустарничковом ярусе сохраняются с нормальной жизненностью аберрационные виды *Calluna vulgaris* и *Festuca ovina*. Снижается жизненность *Arctostaphylos uva-ursi*. Активно разрастается *Vaccinium vitis-idaea*. Встречаются пятна с *Vaccinium myrtillus*, но это, как правило, остатки неразрушенного напочвенного покрова предшествующих деструкции климаксовых состояний.

На следующей стадии в наиболее сомкнутых группах деревьев происходит полное замещение кустистых лишайников зелеными мхами. Резко снижается жизненность толокнянки и вереска. Они представлены уже не куртинами, а отдельными побегами. *Festuca ovina* имеет очень низкое обилие. Господствует *Vaccinium vitis-idaea.* В напочвенный покров внедряются *Vaccinium myrtillus*, *Linnea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea.* Впрочем, пятна с участием этих видов встречаются нечасто.

Следует обратить внимание на то, что на месте каждого пятна может формироваться не одно определенное пятно, а с разной вероятностью некоторый набор пятен. Например, толокнянково-лишайниково-зеленомошное пятно может смениться толокнянково-водяниково-зеленомошным или бруснично-водяниково-зеленомошным с толокнянкой. На месте лишайниково-зеленомошного пятна может сформироваться зеленомошное либо бруснично-зеленомошное. Подобная неоднозначность в развитии пятен характерна и для аберрационного ряда.

Фитоценозы нормального демутационного ряда имеют древостой, состоящий из 1 или 2 ярусов, и напочвенный покров, слагающийся комбинацией пятен, приведенной в-табл. 4. Эти фитоценозы образуют следующие ассоциации.

9. Асс. Н; Pin. s. (IM)—C. v. + [A]—[P. s.] + [C. a.].

Ассоциация представлена сообществами молодняка с небольшой (для нормального ряда) сомкнутостью — 0.4—0.5. В напочвенном покрове преобладают лишайники. В травяно-кустарничковом ярусе господствует *Calluna vulgaris*, встречаются аберрационные виды *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina* и др.

10. Асс. Н; Pin. s. (IM; ICp.)—[C. a.] + [P. s.].

Древостой имеет несколько бóльшую сомкнутость (0.5—0.6), чем в предыдущей ассоциации. Напочвенный покров образован крупными пятнами кустистых лишайников и зеленых мхов. Соотношение этих пятен зависит от возраста древостоя. Чем больше возраст, тем большее участие в сложении напочвенного покрова принимают зеленомошные пятна. Крупнопятнистое сложение лишайниково-зеленомошного ковра характерно преимущественно для молодняка. Механизм образования крупных пятен был показан ранее (Ипатов, Тархова, 1982; Ипатов и др., 1995). В сложении фитоценозов этой ассоциации могут принимать участие пятна I и II стадий развития.

11. Асс. Н; Pin. s. (IM)—V. v.—[C. a.]' + [P. s.].

Представлена молодняком с наибольшей плотностью (0.7—0.8). Напочвенный покров практически полностью зеленомошный, кустистые лишайники наблюдаются в виде латок в местах разрежения древостоя. Встречаются пятна II стадии развития. Аберрационные виды отсутствуют. Напочвенный покров напоминает сообщества стадии кульминационного климакса.

12. Асс. Н; Pin. s. (ICp.; IПр.)—V. v.—[C. a.]' + [P. s.].

Фитоценозы этой ассоциации отличаются от предыдущих бóльшим возрастом сосны, меньшей сомкнутостью древостоя (0.6—0.7). Напочвенный покров отличается лишь бóльшим участием лишайников, которые разрастаются под разреженным древостоем.

13. Асс. Н; Pin. s. (IП)—V. v. [C. a.] + [P. s.].

14. Асс. Н; Pin. s. (IП)—V. v.—[C. a.].

Для фитоценозов этих двух ассоциаций характерны пятна обеих стадий развития нормального ряда. Подобные фитоценозы образуются и при разрушении климакса. Установить их происхождение невозможно.

Следующие ассоциации имеют 2-ярусный древостой. 1-й ярус образован перестойными деревьями (возраст 120—170 лет), крайне разрежен. Сомкнутость (около 0.6) обеспечивается 2-м ярусом.

15. Асс. Н; Pin. s. (IП, IIM)—C. v. + V. v. + [A]—[C. a.] + [P. s.].

Напочвенный покров образован комбинацией пятен I стадии. Значительное участие в его сложении принимают аберрационные виды. После образования следующего поколения сосны возможен переход фитоценозов этой ассоциации в климаксовые.

16. Асс. Н; Pin. s. (IП, IIСр; IIIВ)—С. v. + V. v. + [А]—[С. а.]* + [Р. s.].

В напочвенном покрове наблюдаются типы пятен I и II стадий развития, участие кустистых лишайников невелико. Несомненно, что при жизни уже существующих поколений сосны фитоценозы трансформируются в климаксовые, характерные для кульминации климакса. Этот процесс будет обеспечен развитием молодого поколения сосны.

17. Асс. Н; Pin. s. (IП; IIМ)—С. v. + V. v.—[С.а.] + [Р. s.].

В напочвенном покрове преобладают пятна I стадии развития, в густых группах молодняка — сплошной зеленомошный ковер. Переход к климаксу возможен по мере развития имеющегося древостоя.

18. Асс. Н; Pin. s. (IП; IIПр.)—С. v. + V. v.—[С. а.]* + [Р. s.].

Напочвенный покров образован в основном пятнами II стадии развития, но встречаются и лишайниковые пятна. Эта ассоциация отличается от подобной ассоциации деструкционного климакса обилием *Calluna vulgaris*. Переход к климаксу произойдет после появления нового поколения сосны, чему будут предшествовать деградация древостоя и замещение зеленых мхов лишайниками.

Обзор ассоциаций мы завершаем реконструкцией общей схемы экотопической системы ассоциаций (типа леса) сосняка лишайниково-зеленомошного (см. рисунок). В изученном массиве леса оказались непредставленными некоторые этапы демутации сообществ.[2] Можно сказать, что на уровне ассоциаций, как и на уровне типов пятен, наблюдается неоднозначность переходов из одного состояния в другое. Ведущую роль в этом процессе играет древостой — его плотность, возраст, ярусность, наличие возобновления и пр. Однако в развитии древостоя всегда имеется неопределенность. Возобновление может появиться (с разным обилием) или не появиться на данной стадии сукцессии, пожар может произойти, а может его и не быть длительное время и т. д. Поэтому однозначно прогнозировать будущее конкретного фитоценоза невозможно. Это можно сделать только для заданных условий.

Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-11104-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Влияние низовых пожаров на развитие сухих сосновых лесов на песчаных почвах // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. Вып. 9. С. 32—36.

Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов Европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Самойлов Ю. И., Трофимец В. И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—75.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.

Ипатов В. С., Голубицкая И. Н. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в лишайниково-зеленомошных сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. Вып. 17. С. 38—45.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняках зеленомошно-лишайниковых // Экология. 1982. № 4. С. 27—32.

Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1992. 224 с.

---

[2] Кроме того, в схему не вошли климаксовые циклы развития.

Комин Г. Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 207—222.

Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 75—149.

Магомедова М. А. Послепожарное восстановление лишайникового покрова на севере Тюменской области // Биологические проблемы Севера. 9-й симп. Сыктывкар, 1981. С. 194.

Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л., 1978. 305 с.

Пушкина Н. М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5—125.

Самойлов Ю. И., Ипатов В. С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4. С. 58—67.

Санников С. Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. № 6. С. 24—33.

Стратонович И. М. Подневольно-выборочные рубки в борах зеленомошниках б. Северного опытного лесничества. Архангельск, 1932. 104 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 23 I 1996

SUMMARY

The associations unite phytocoenoses occupying the same locality in the dynamical series with the similartree-stand structure and with dominance of the same patch types. We distinguish the ecotopic climax, normal series and aberrational regeneration series. All the associations are combined into dynamic series, representing a single ecotopic system of associations.

СООБЩЕНИЯ

УДК 069.51 : 582.972

© Н. Н. Имханицкая

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ МИРСИНОВЫХ (*MYRSINACEAE*) В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, LE). 3. ПАЛЕОТРОПИЧЕСКИЕ ТАКСОНЫ РОДОВ *MYRSINE—TAPEINOSPERMA*

N. N. IMKHANITSKAYA. TYPE SPECIMENS OF *MYRSINACEAE* IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (ST. PETERSBURG, LE). 3. PALAEOTROPICAL TAXA OF THE GENERA *MYRSINE—TAPEINOSPERMA*

Приведен аннотированный список типовых образцов (93 гербарных листа), относящихся к 61 палеотропическому таксону родов *Myrsine*, *Oncostemon*, *Pimelandra* (= *Ardisia*), *Rapanea*, *Suttonia* (= *Myrsine*) и *Tapeinosperma* (*Myrsinaceae*), хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). Кроме первоначального названия таксона (базионима) с номенклатурной цитатой и текста гербарной этикетки в LE, приведены категория типа, число листов, сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях и принятое название вида. Типовой материал включает в себя 11 изолектотипов (10 из них выбраны автором), 38 изотипов, 43 изосинтипа и 3 изопаратипа.

В настоящей статье продолжается публикация типовых материалов сем. *Myrsinaceae*, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) (Имханицкая, 1996а—в). В ней приведен аннотированный перечень типовых образцов палеотропических видов и разновидностей, относящихся к родам *Myrsine* L., *Oncostemon* A. Juss., *Pimelandra* A. DC. (= *Ardisia* Sw.), *Rapanea* Aubl., *Suttonia* A. Rich. (= *Myrsine* L.) и *Tapeinosperma* Hook. f. Они расположены в списке в алфавитном порядке. Кроме первоначального научного названия таксона (базионима) с номенклатурной цитатой и категории типа, даны подлинный текст гербарной этикетки в LE, число гербарных листов, имеющиеся сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях (в скобках) и принятое название вида (в квадратных скобках) со ссылкой на монографию или определение на гербарном экземпляре. При лектотипе указана фамилия ботаника, осуществившего его выбор, или «Imkhanitskaya, h. l.» (от лат. hoco loco — здесь), если лектотип или изолектотип обозначен нами в процессе работы. Цитаты из протологов приведены лишь в случаях какого-либо несоответствия гербарной этикетки типового образца в LE протологу, при лектотипификации названия таксона, произведенной нами, а также для видов, описанных по материалам H. Cuming и H. O. Forbes. Для последних в примечаниях указаны дополнительные сведения о месте сбора типовых коллекций (Merrill, 1915; Moore, 1925). При цитировании гербарных образцов N. Wallich («Numer. list», Wallich, 1828—1849) мы следуем общепринятой форме (Majumdar, Banerjee, 1976). Приведенная для ряда видов информация о местонахождении типовых образцов в G (G-DC) (De Candolle's Prodromus herbarium) и NY (New York Botanical Garden vascular plant type herbarium) основана на изучении микрофиш (IDC 2562; Holmgren et al., 1985), хранящихся в LE. Сокращения авторов названий растений даны по сводке «Authors of plant names...» (1992), сокращения гербариев — по работе P. Holmgren et al. (1981).

1. *Myrsine aurantiaca* Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 300; Wall. Numer. list: 69, N 2299 (1830) (*«Myrsine?»*), nom. nud.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): India, «Wall. Numer. list N 2299 [A], HB.C. in Hb. 1823» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) K-W). — [= *Embelia basaal* (Roem. et Schult.) A. DC., sec. C. Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 328].

Протолог: «A single male shrub was produced in 1803 in the botanic garden from seeds sent by the late Dr. Heyne from the Peninsula».

2. *M. borneënsis* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind. : 50.

Isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): «Borneo sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Myrsine borneensis* Scheff.)» (2) (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L). — [= *Rapanea borneensis* (Scheff.) Mez, 1901 in sched. (*«borneënsis»*); id. 1902 : 359].

Протолог: «Borneo, in monte Pamatton, in Martapoera (Korthals)».

3. *M. cordata* Scheff. 1873, Natuurk. Tijdschr. Nederl. Ind. 32 : 422.

Isotypus: W. New Guinea, «Insula Gebeh, Teysmann; Herb. Hort. Bot. Bogor. N 7472». (Holotypus BO; isotypi BM, K, L (Sleumer, 1986 : 265)). — [= *Rapanea cordata* (Scheff.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 367; Sleumer (1986 : 265)].

4. *M. myricifolia* A. Gray, 1862, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 5 : 330 (*«myricaefolia»*).

Isotypus: «Feejee Islands. Herbarium of the U. S. South Pacific Exploring Expedition under the command of Capt. Wilkes, 1838—42 (sub nom. *M. myricaefolia* n. sp.)». (Holotypus US, sub N 63446; isotypi GH, K, NY (3) (Smith, 1973 : 286)). — [= *Rapanea myricifolia* (A. Gray) Mez, sec. A. C. Smith (1973 : 282)].

Протолог: «Muthuata, Feejee Islands. Eimeo, Society Islands».

Примечание. «Type locality: Mathuata Province, Vanua Levu, Fiji; the type is a U. S. Exploring Expedition collection», см.: Smith, 1973 : 284.

В результате исследования голотипа и нескольких изотипов Smith пришел к выводу о существовании единственной типовой коллекции этого вида. На этикетках всех изученных им типовых образцов местонахождение обозначено как «Feejee Islands», за исключением единственного из 3 экз., хранящихся в NY, с ошибочной этикеткой «Eimeo, Society I.» (microfiche N 780/C6!). Он определен Gray как *M. myricaefolia* и относится, без сомнения, к материалу, собранному на о-вах Фиджи во время кругосветной экспедиции.

5. *M. myrtillus* Hook. 1852, in Hook. Icon. 9 : tab. 825.

Isotypus: «Java, sine loco, N 478, Lobb (sine nom.)». (Holotypus K). — [= *Embelia myrtillus* (Hook.) Kurz, sec. Mez (1902 : 322); E. D. Merrill (1915 : 192)].

Протолог: «Hab. Luçon, Thomas Lobb (n. 478)».

Как и другие ботанические материалы, собранные T. Lobb (Сингапур, Ява, Калимантан, Лусон), образцы под № 478 были распространены в различные гербарии с преднамеренно неточными указаниями местонахождений на этикетках («Java», «Luçon»). Согласно работе Merrill (1915 : 192), они, вероятно, собраны в Сингапуре или на о-ве Калимантан (= Борнео). *Embelia myrtillus* не известна во флоре Филиппинских о-вов.

6. *M. neurophylla* Gilg, 1894, in Engl., Bot. Jahrb. 19, 2-3, Beibl. 47 : 45. — *Rapanea neurophylla* (Gilg) Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 374, p. p.

Isosyntypus: Cameroon, «West Tropical Africa, 1859—63, N 1200, G. Mann. From Herb. of the Royal Gardens, Kew (sub nom. *Myrsine*; *Rapanea neurophylla* (Gilg) nob., sec. Mez, 1901 in sched.)». (Syntypus B (утрачен?); isosyntypus K (Halliday, 1984 : 9)). — [= Rapanea melanophloeos (L.) Mez, sec. A. Taton (1980 : 222); P. Halliday (1984 : 8)].

7. *M. pachysandra* Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 297; A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 111; Wall. Numer. list: 68, N 2284 (1830), nom. nud. —

Pimelandra wallichii A. DC. 1841, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, Bot. 16 : 88, nom. illeg.; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 106.

Isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): «Wall. Numer. list N 2284, Penang et Singapore, 1822, in Herb. 1823 (sub nom. *Myrsine pachysandra* Wall.)» (2) (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) K-W; isolectotypi G-DC (2), IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 106. [N 1.] card N 1441 (*Pimelandra wallichii*)!; NY (2), microfiche N 780/B8. 9 (*M. pachysandra*, *P. wallichii*)!). — [= *Ardisia pachysandra* (Wall.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 97].

Протолог: «A small tree found growing on the hills at Pinang by Mr. George Porter; in blossom in the beginning of the year». Также isolectotypi *Pimelandra wallichii* A. DC. (см. далее).

8. *M. philippinensis* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 94.

Isotypi: «Ins[ulae] Philippinae, Luzon, Albay, N 868, H. Cuming. Herb. Fischer»; «Ins[ulae] Philipp[inae], sine loco, 1841, N 868, H. Cuming». (Holotypus G-BOIS). — [= *Rapanea philippinensis* (A. DC.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 364].

Протолог: «in Philippinis (Cuming! n. 868) ... (v. in h. Boiss.)».

Примечание. «Province of Albay, Luzon», см.: Merrill, 1915 : 183.

9. *M. platystigma* F. Muell. 1873, Fragm. phytogr. Austral. 8 : 48.

Isosyntypi: «Lord Howe's Island, sine num., Fullagar. Phytologic Museum of Victoria» (2). — [= *Rapanea platystigma* (F. Muell.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 370].

10. *M. rhododendroides* Gilg, 1894, in Engl., Bot. Jahrb. 19, 2-3, Beibl. 47 : 44. — *Rapanea rhododendroides* (Gilg) Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 374.

Isosyntypus: Tanzania, «Kilimandscharo, oberhalb Kiboscho, 3000 m, Jan. 1894, N 1521, G. Volkens (sub nom. *M. rhododendroides* Gilg; *Rapanea rhododendroides* (Gilg) nob., sec. Mez, 1901 in sched.)». (Syntypus B (утрачен?)). — [= *Rapanea melanophloeos* (L.) Mez, sec. Halliday (1984 : 8)].

Протолог: «Kilimandscharo: Landschaft Marangu, ein häufiger Baum an der oberen Grenze des Urwalds, Lager am Ruassibach 2440 m ü.M. (Volkens n. 852 [ohne Blüten und Früchte]), Urwaldgrenze oberhalb Kiboscho, 3000 m ü.M., sehr selten im Waldschatten (Volkens n. 1521, im Januar 1894 blühend)».

Halliday (1984 : 9) в качестве типа *M. rhododendroides* наряду с Volkens N 852 ошибочно приводит не цитируемый в протологе (см. выше) Volkens N 1890 (syntypus B (утрачен); isosyntypi BM, K), дублет которого хранится также в LE.

11. *M. sandwicensis* A. DC. var. β. *buxifolia* Wawra, 1874, Flora, 57, 33 : 526. — *Suttonia sandwicensis* (A. DC.) Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 336, p. p., excl. typo, quoad specim. Wawra N 2105.

Isotypus: «Haw[aii] — Ins[eln], Kauai, N 2105, Dr. Wawra. Erdumseglung S. M. Fregatte «Donan» 1868—71». (Holotypus W). — [= *M. alyxiifolia* Hosaka, 1940, Occas. Papers Bishop Mus. 16, 2 : 51].

12. *M. simensis* Hochst. ex A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 97. — *M. simensis* Hochst. in Pl. Abyss. exs. Schimperi iter Abyssinicum sect. 2, N 673, nom. nud.

Isotypi: East Africa, Ethiopia, «in media regione montis Simensis Silke, d[edit] 14 Feb. 1840, N 673, Schimper (Iter Abyssinicum sect. 2)» (2). (Holotypus G-BOIS). — [= *Rapanea simensis* (Hochst. ex A. DC.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 373 (cum auct. basion. Hochst.)].

13. *M. umbellulata* A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 135 («*Myrsine*?»); id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 95. — *Embelia umbellulata* Wall. Numer. list: 69, N 2312 (1830) («*Embelia*?»), nom. nud.

Isotypus: «Wall. Numer. list N 2312, Singapore, 1822 (sub nom. *Embelia* ? *umbellulata* Wall.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 95. N 12. card N 1438!). — [= *Rapanea umbellulata* (A. DC.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 362 (cum auct. basion. Wall.)].

14. *M. variabilis* R. Br. 1810, Prodr. fl. Nov. Holl. 1 : 534; A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 94.
Spec. auth. (isosyntypi ?): S. E. Australia, New South Wales, Port Jackson (Sydney), «R. Brown. Iter Australiense 1802—5. Ex Herb. Hort. Bot. Reg. Edin[b.] (sine nom.)» (2). — [=*Rapanea variabilis* (R. Br.) Mez, 1902 : 355].

15. *Oncostemon ankifiense* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236):197; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 35.
Isosyntypi: «Madagascar, Ankifi, arbust[e], Dec. 1879, N 3259, J. M. Hildebrandt» (2).

16. *O. hildebrandtii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 198; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 32.
Isosyntypi: «Central Madagascar, Ost-Imerina, Andrangolóaka, Mai 1881, N 4085, J. M. Hildebrandt» (3).

17. *O. humblotii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 194; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 55.
Isotypus: «Comores, [île Mayotte], plaine de Combani, arbre, fleur blanche, 25 m de h., 14 XI 1884, N 402, Humblot (sine nom.)». (Holotypus B (утрачен?)).

18. *O. latifolium* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 200 (cum auct. (Sieber) Mez). — *Ardisia latifolia* Sieber ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 113, nom. invalid. (pro syn. *Badula sieberi* A. DC.). — *A. latifolia* Sieber, Exs. Fl. Maurit. II, N 53, nom. nud., non Roem. et Schult. 1819. — *Badula sieberi* A. DC. 1834, l. c. : 113, tab. 5; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 108 (var. inclusa).
Isotypi: Mauritius, exs. «Fl. Maurit. II, N 53, Sieber (sub nom. *Ardisia latifolia* R[oem.] et S[chult.]; *O. latifolium* (Sieber) Mez, 1901 in sched.)» (3). Также isotypi *Badula sieberi* A. DC. (См.: Имханицкая, 1996в).

19. *O. pendulum* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 195; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 52, fig. 10.
Isotypus: «Comores, [île Mayotte], forêt de Combani, arbre, fleur blanche, 15 m de h., 17 IX 1884, N 229, Humblot (sine nom.)». (Holotypus B (утрачен?)).

20. *O. racemiferum* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 194; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 56.
Isosyntypus: «Comores, [île Mayotte], forêt de Mt. Bini, arbre, fleur lie de vin, 12 m de h., 19 V 1884, N 157, Humblot (sine nom.)».

21. *O. venulosum* Baker, 1885, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 21, 137 : 422; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 198; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 49.
Isosyntypi: «Central Madagascar, Ost-Imerina, Andrangolóaka, Mai 1881, N 4083, J. M. Hildebrandt» (2).

22. *Pimelandra wallichii* A. DC. 1841, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, Bot. 16 : 88, nom. illeg.; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 106. — *Myrsine pachysandra* Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 297; A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 111; Wall. Numer. list: 68, N 2284 (1830), nom. nud.

Isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): «Wall. Numer. list N 2284, Penang et Singapore, 1822, in Herb. 1823 (sub nom. *Myrsine pachysandra* Wall.)» (2) (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) K-W; isolectotypi G-DC (2), IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 106. [N 1.] card N 1441 (*P. wallichii*)!; NY (2), microfiche N 780/B8, 9 (*P. wallichii*, *Myrsine pachysandra*)!). — [= *Ardisia pachysandra* (Wall.) Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 97]. Также isolectotypi *Myrsine pachysandra* Wall. (см. выше).

23. *Rapanea apoensis* Elmer, 1910, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 669.
Isotypi: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, May, 1909, N 10629, A. D. E. Elmer. Herbier Delessert duplicata» (2). (Isotypus NY, microfiche N 781/B10!).

24. *R. asymmetrica* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 366.
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, Pum, 1861—67, N 882 Vieill., Deplanche. Herb. de la Nouvelle-Calédonie (sine nom.)» (syntypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.).
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, point culminant de la route de Bourail à Kanala, 9 Mars 1869, N 990a, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.» (syntypus, sec. Sleumer, 1985, in sched.).
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, Wagap, 1861—67, N 2842, Vieillard. Herb. de la Nouvelle-Calédonie (sub nom. *R. asymmetrica* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)» (syntypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.).

25. *R. benthamiana* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 365. — *Myrsine benthamiana* (Mez) Ewart, 1907, Proc. Roy. Soc. Victoria, n. ser. 19 : 42.
Isotypus: «Austr[alia] bor[ealis], Port Darwin, N 470, F. Schultz (sub nom. *Myrsine* sp. nov.; *R. benthamiana* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)» (isotypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.; coll. typ. B (утрачен?), P, W (Mez, 1902 : 365)).

26. *R. ceylanica* Mez, 1902 in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 359. — *Myrsine capitellata* Thwaites (non Wall. 1824) var. δ. *sessiliflora* Thwaites, 1860, Enum. pl. Zeyl.: 173, nom. illeg.
Isosyntypus: «Ceylon, C. P. N 285, Thwaites (sub nom. *Myrsine capitellata* Wall. [var.] δ. *sessiliflora* Thwaites; *R. ceylanica* nov. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)».
Isosyntypi: «Ceylon, C. P. N 1806, Thwaites (sub nom. *Myrsine capitellata* Wall.; *R. ceylanica* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)» (2).

27. *R. comorensis* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 375; H. Perrier, 1953, in Humbert, Fl. Madag. et Comores, fam. 161 : 142.
Isosyntypus: «Comores, Anjouan, 1886, N 1534, Humblot (sine nom.)».

28. *R. fastigiata* Elmer, 1910, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 670.
Isotypus: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, August, 1909, N 11447, A. D. E. Elmer». (Isotypus NY, microfiche N 781/B11!).

29. *R. forbesii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 362; S. Moore, 1925, Journ. Bot. (London), 64, Suppl.: 60.
Isosyntypus: «Sumatra, sine loco, 1881—82, N 1870, H. O. Forbes (sine nom.)». (Syntypus B (утрачен?); isosyntypus BM (Moore, 1925 : 60)).
Протолог:«Sumatra: ohne Standortsangabe (Forbes n. 1870, 1882. — Herb. Berlin)».
Примечание. «S[umatra]; Mt. Tengamoes, Lampongs, 6900—7100 ft», см.: Moore, 1925 : 60.

30. *R. griffithiana* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 360.

Isotypus: «Birma and Malay Peninsula, N 3543 (Kew Distrib.), p. p., Herb. Griffith (sub nom. *Myrsine capitellata* Wall.; *R. griffithii* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched., nom. nud.)». (Coll. typ. B (утрачен?), BR, GH, P (Mez, 1902 : 361)).

Протолог: «Birma: ohne Standortsangabe (Griffith n. 3543 (e. p.). — Herb. Berlin, Brüssel, A. Gray, Paris». (См. также: Имханицкая, 1996a).

31. *R. howittiana* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 354 (cum auct. (F. Muell.) Mez). — *Myrsine howittiana* F. Muell. ex Mez, 1902, l. c.: 354, nom. invalid. (pro syn. *R. howittiana*). — *M. howittiana* F. Muell. ined. in Herb. Candoll. et in sched. Herb. Horti Bot. Petropol., nom. nud.

Isolectotypus: (Imkhanitskaya, h. l.): S. E. Australia, «Darebin (!) creek, Dr. F. Mueller. Herb. W. Sonder (sub nom. *Myrsine howittiana* F. Muell.; «An *Suttonia* species? Sond.»; *R. howittiana* (F. Muell. Austr.) nob., sec. Mez, 1901 in sched.)» (LE «prob. isotype» *M. howittiana* F. Muell., sec. Sleumer, 1985 in sched.; lectotypus C?).

Протолог: «Neu-Süd-Wales und Viktoria: am Hastings-River and Barebin-Creek (F. Müller), am oberen Yarra(Martin), ohne Standortsangabe (McArthur n. 233). — Altes Exemplar ohne Standorts- und Sammlerangabe in Herb. Wien aus dem Herb. Banks. — Ist in Europa in Kultur (Berlin. bot. Garten)».

32. *R. lanceolata* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 368 (cum auct. (Pancher et Sebert) Mez). — *Myrsine lanceolata* Pancher et Sebert, 1874, in Sebert, Not. Bois. Nouv. Caléd. : 192, non Wall. 1830 (nom. nud.), nec (Wawra) A. Heller, 1897, nom. illeg.

Isosyntypus: Nouvelle-Calédonie, «I[nsu]la Lifu, N 24, Deplanche (sine nom.)».

33. *R. macrophylla* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 369 (cum auct. (Pancher et Sebert) Mez.). — *Myrsine macrophylla* Pancher et Sebert ex Mez, 1902, l. c.: 369, nom. invalid. (pro syn. *R.macrophylla*). — *M. macrophylla* Pancher et Sebert Mss. in Herb. Kew. et Paris., nom. nud.

Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, forêts de la baie de Prony, Septembre 1868, N 397, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris. (sub nom. *R. macrophylla* Mez; confirm. Sleumer, 1985 in sched.)» (syntypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.).

Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, collines a l'E. (!) de St. Louis, 21 Septembre 1868, N 992, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».

34. *R. mindanaensis* Elmer, 1910, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 671.

Isotypus: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, August, 1909, N 11332, A. D. E. Elmer». (Isotypus NY, microfiche N 781/C4!).

Isoparatypi: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, September, 1909, N 11820, A. D. E. Elmer. Herbier Delessert duplicata» (2).

35. *R. modesta* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 367.

Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, forêts au N. de la Conception, 550 m, Févr. 1870, N 2829, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.» (syntypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.; coll. typ. B (утрачен?), P (Mez, 1902 : 368)).

36. *R. myrtillina* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 370. — *R. myrtilloides* Mez, 1901 in sched. Herb. Horti Bot. Petropol., nom. nud.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Lord Howe's Island, sine num., Fullagar. Phytologic Museum of Victoria (sub nom. *Myrsine platystigma* F. Muell.; *R. myrtilloides* n. spec., sec Mez, 1901 in sched., nom. nud.)».

Протолог: «Australien: Lord Howe's Island (Fullagar)».

В гербариях этот вид был смешан с *R. platystigma* (F. Muell.) Mez (= *Myrsine platystigma* F. Muell.) (см. выше).

37. *R. novo-caledonica* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 368.
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, bosquets des environs de Nouméa, Février 1871, N 3362, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, presque'île de Nouméa, Mai 1872, N 3533, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris. (sub nom. *R. novo-caledonica* Mez; confirm. Sleumer, 1985 in sched.)».
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, sine loco, 1861—67, N 311, Deplanche. Herb. de la Nouvelle-Calédonie (sine nom.)».
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, Gatope, 1861—67, N 2838, Vieillard. Herb. de la Nouvelle-Calédonie (sub nom. *Myrsine*; *R. novo-caledonica* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)» (syntypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.).

38. *R. robusta* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 362.
Isotypus: «Ceylon, C. P. N 623, p. p., Thwaites (sub nom. *Myrsine capitellata* Wall. [var.] β. *parvifolia* [A. DC.]; *R. robusta* nov. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus B (утрачен?)).

39. *R. rubens* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 364.
Isotypus: «Ceylon, C. P. N 3009, Thwaites (sub nom. *Myrsine capitellata* Wall. [var.] β. *parvifolia* [A. DC.]; *R. rubens* nov. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)».

40. *R. stenophylla* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 370.
Isotypus: «Nouvelle-Calédonie, bords du ruisseau de Neòua entre Bourail et Kouaoua, 18 mars 1869, N 990, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.» (isotypus, sec. Sleumer, 1985 in sched.; coll. typ. B (утрачен?), P (Mez, 1902 : 370)).

41. *R. thwaitesii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 357. — *Myrsine capitellata* auct. non Wall. 1824: Thwaites, 1860, Enum. pl. Zeyl.: 173, p.p.
Isosyntypus: «Ceylon, C. P. N 623, p. p., Thwaites (sub nom. *Myrsine capitellata* Wall. [var.] β. *parvifolia* A. DC.; *R. thwaitesii* nov. spec., sec. Mez, 1901 in sched.)».

42. *R. venosa* Elmer, 1910, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 672 («*venosus*»), non (A. DC.) Mez, 1902, nom. illeg.
Isotypi: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, Aug. 1909, N 11445, A. D. E. Elmer. Herbier Delessert duplicata (sub nom. *R. venosus* Elmer et *R. venosa* Elmer)» (3).
Isoparatypus: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, Aug. 1909, N 11456, A. D. E. Elmer (sub nom. *R. venosus* Elmer n. sp.)».

43. *R. vieillardii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 369.
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, 1870, Pancher. Ex Herb. Mus. Paris. (sub nom. *R. vieillardi* Mez)».
Isosyntypi: «N^{lle}-Calédonie, Wagap, 1861—67, N 2843, Vieillard. Herb. de la Nouvelle-Calédonie (sub nom. *Myrsine* et *R. vieillardi* Mez; *R. vieillardi* n. spec., sec. Mez, 1901 in sched.)» (2) (syntypi, sec. Sleumer, 1985 in sched.).

44. *Suttonia angustifolia* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 337 (cum auct. (A. Heller) Mez), s. str., quoad typo, excl. specim. Remy N 462. — *Myrsine lanceolata* (Wawra) A. Heller, 1897, Minnesota Bot. Stud. Bull. 9 : 873 (err. cit. ut «*M. angustifolia* Heller» in Mez, 1902, l. c. : 337), p. p., excl. typo, quoad specim. Heller N 2700, non Wall. 1830, nec Pancher et Sebert, 1874, nom. illeg. — *M. tenuifolia* A. Heller, 1897, l. c.: 873, nom. invalid. (pro syn. *M. lanceolata*). — *M. tenuifolia* A. Heller in sched., nom. nud., non Koord. et Valeton, 1900. — *M. angustifolia* (Mez) Hosaka, 1940, Occas. Papers Bishop Mus. 16, 2 : 42, fig. 6, non (A. DC.) D. Dietr. 1839, nom. illeg. —

M. hosakae Wilbur, 1965, Pacific Sci. 19, 4 : 522, non St. John, 1962, nom. illeg. — *Rapanea helleri* I. et O. Deg. 1975, Fl. Haw., Leafl. 2 : 1.

Isotypus: «Hawaii'an Islands, Island of Kauai in and near a bog at the head of the Wahiawa, October 19, 1895, N 2700, A. A. Heller (sub nom. *Myrsine tenuifolia* A. Heller n. sp.; *S. angustifolia* Mez, sec. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus B?; isotypi (10) BISH, sec. E. Hosaka (1940 : 43). — [= *Myrsine helleri* (I. et O. Deg.) St. John, 1978, Phytologia, 39, 2 : 107].

Как отмечено E. Hosaka (1940 : 44), вид *Suttonia angustifolia* был, по-видимому, описан Mez (1902 : 337) при своеобразной путанице видового названия и типового образца. H. Wawra (1874 : 526) описал разновидность *Myrsine sandwicensis* A. DC. var. *lanceolata* Wawra, процитировав образец Wawra N 2135. A. Heller (1897 : 873) возвел эту разновидность в ранг вида — *M. lanceolata* (Wawra) A. Heller, основываясь при этом на собственном гербарном материале (Heller N 2700), собранном им на о-ве Кауаи и отличающемся от образца Wawra N 2135, которого Heller, очевидно, не видел. Образцы Heller были распространены в различные гербарии (в том числе и в LE) под названием на этикетках «*Myrsine tenuifolia* Heller n. sp.», которое является nom. nud. Оно не было Heller опубликовано, а лишь упомянуто им при *M. lanceolata* (Wawra) A. Heller. Когда Mez (1902 : 337) сделал комбинацию *S. angustifolia*(A. Heller) Mez на основе процитированного им несуществующего названия «*Myrsine angustifolia* Heller in Minnesota Bot. Stud. Bull. IX. (1897) 873», скорее всего перепутанного с каким-то другим видовым эпитетом, он даже не предполагал, что описал при этом новый вид, типом которого является образец Heller N 2700; второй же приведеный им при *S. angustifolia* образец — Remy N 462 (о-в Оаху) — принадлежит, согласно работе Hosaka (1940), другому виду. «*M. lanceolata* Heller in Minnesota Bot. Stud. Bull. IX. (1897) 873» приведен Mez, однако при другом виде — *Suttonia sandwicensis* (A. DC.) Mez (1902 : 336). К тому же виду отнесен образец Wawra N 2135 — тип *Myrsine sandwicensis* A. DC. var. *lanceolata* Wawra (см. выше).

Hosaka предположил, что тип *Suttonia angustifolia* находился в B. Однако Mez (1902 : 337) при *S. angustifolia* (Heller N 2700, Remy N 462) указал лишь «Herb. Boiss.-Barbey, Leiden, Paris».

45. *Tapeinosperma chloranthum* A. C. Sm. 1952, Journ. Arn. Arbor. 33, 2 : 106; id. 1973, Journ. Arn. Arbor. 54, 2 : 251, fig. 51.

Isotypus: «Fiji, Viti Levu, Mba [Province], hills between Nggaliwana and Nandala Creeks, south of Nauwanga, 725—850 m, dense forest, Aug. 26, 1947, N 5820, A. C. Smith». (Holotypus A; isotypi BISH, K, US).

46. *T. clethroides* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 168, Fig. 28.

Isotypus: «Nouvelle-Calédonie, sine loco, sine num, 20 Oct. 1879, T. Lécard. Ex Herb. Mus. Paris.». (Coll. typ. B (утрачен?), P (Mez, 1902 : 168)).

47. *T. gracile* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 166.

Isotypus: «Nouvelle-Calédonie, forêts au dessus de la Conception, 24 janvier 1869, N 1000, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.». (Coll. typ. B (утрачен?), P (Mez, 1902 : 67)).

48. *T. hornei* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 164; A. C. Sm. 1973, Journ. Arn. Arbor. 54, 2 : 239.

Isolectotypus: «Fiji Islands, 1877—78, N 883, J. Horne. Recd. March, 1879 (sub nom. *Ardisia*; *T. hornei* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)». (Lectotypus K; isolectotypus GH (Smith, 1973 : 241)).

Протолог: «Fidji-Lewu: in Wäldern bei Vienuga ... (Horne n. 883). — Fruchtet in Juli (Herb. Asa Gray, Kew, Petersb.)».

Примечание. «Namosi [Province]: Veinungga Creek, July 1878», см.: Smith, 1973 : 241.

49. *T. laeve* Mez, 1905, Bull. Herb. Boiss. sér. 2, 5, 6 : 532.

Isotypus: Neu-Caledonien, «auf den Bergen bei Oubatche, 900 m, 13 XII 1902, N 15418, R. Schlechter (Iter Neo-Caledonicum) (*T. laeve* Mez n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus B (утрачен?)).

50. *T. lecardii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 166 («*Lécardii*»).

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Nouvelle-Calédonie, sine loco, sine num., 20 Oct. 1879, T. Lécard. Ex Herb. Mus. Paris. (sub nom. *Ardisia* (*Tapeinosperma*) *Lecardi* H. Bn.; *T. lecardi* Mez)». (Coll. typ. B (утрачен?), P (Mez, 1902 : 166)).

Протолог: «Neu-Caledonien: ohne Standortsangabe (Lécard). — Herb. Mez, Paris.».

51. *T. minutum* Mez, 1905, Bull. Herb. Boiss. sér. 2, 5, 6 : 532.
Isotypus: Neu-Caledonien, «auf den Bergen bei Ou-Hinna, 600 m, 5 I 1903, N 15639, R. Schlechter (Iter Neo-Caledonicum)». (Holotypus B (утрачен?)).

52. *T. nectandroides* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 167.
Isotypi: «Nouvelle-Calédonie, forêts au N. de la Conception, vers 350 m, arbrisseau de 4 mètres, fleurs rouge brun, 16 janvier 1871, N 3000, Balansa» (2). (Coll. typ. B (утрачен?), P (Mez, 1902 : 167)).

53. *T. pauciflorum* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 170.
Isotypus: «Nouvelle-Calédonie, Wagap, 1861—67, N 2853, Vieillard. Herb. de la Nouvelle-Calédonie (sine nom.)». (Coll. typ. G-DC, GH (Mez, 1902 : 170)).

54. *T. psaladense* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 167.
Isotypus: «N$^{\text{lle}}$-Calédonie, montagnes de Psalade (!), arbuste, N 344, Vieillard (sub nom. *Embelia*; *T. psaladense* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)».
Протолог: «Neu-Caledonien: in den Bergen von Psalade (Vieillard n. 344)».

А: Guillaumin (1941 : 399) считает, что видовой эпитет следует изменить на *baladense*, поскольку Mez неправильно прочел местонахождение («Balade») на гербарной этикетке.

55. *T. pulchellum* Mez, 1905, Bull. Herb. Boiss. sér. 2, 5, 6 : 528.
Isotypus: Neu-Caledonien, «auf den Bergen bei Ou-Hinna, 600 m, 6 I 1903, N 15652, R. Schlechter (Iter-Caledonicum)». (Holotypus B (утрачен?)).

56. *T. robustum* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 168.
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, forêts du Mt. Mi (!), 25 Mars 1869, N 996, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, sine loco, 20 Oct. 1879, sine num, T. Lécard. Ex Herb. Mus. Paris.».
Протолог:«Neu-Caledonien: in Wäldern südlich von Canala und am Mt. Mu, 800 m ü.M. (Balansa n. 996, 2225, Lécard). — Herb. Mez, Paris.».

57. *T. schlechteri* Mez, 1905, Bull. Herb. Boiss. sér. 2, 5, 6 : 527.
Isosyntypus: Neu-Caledonien, «auf den Bergen bei Oubatche, 600 m, 26 XII 1902, N 15574, R. Schlechter (Iter Neo-Caledonicum)». (Syntypus B (утрачен?)).

58. *T. squarrosum* Mez, 1905, Bull. Herb. Boiss. sér. 2, 5, 6 : 529.
Isotypus: Neu-Caledonien, «auf den Bergen bei Oubatche, 1000 m, 19 XII 1902, N 15497, R. Schlechter (Iter Neo-Caledonicum)». (Holotypus B (утрачен?)).

59. *T. tenue* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 170.
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, forêts entre Néoua et le Mt. Mi vers 600 m, 17 mars 1869, N 994, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».

60. *T. vestitum* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 165.
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, Mt. Humboldt vers 1300 m, 26 Septembre 1869, N 2232, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».
Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, Mt. Mou vers 1300 m, 13 avril 1870, N 2830, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».

61. *T. wagapense* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 169.
Isosyntypi: «Nouvelle-Calédonie, Wagap, bois des collines, 1861—67, N 352, Vieillard. Herb. de la Nouvelle-Calédonie» (2).

Isosyntypus: «Nouvelle-Calédonie, point culminant de la route Bourail à Canala vers 700 m, 17 mars 1869, N 995, Balansa. Ex Herb. Mus. Paris.».

Протолог: «Neu-Caledonien: auf Hügeln bei Wagap und in Wäldern zwischen Bouvrail und Canala (Balansa n. 995, Vieillard n. 352). — Herb. DC., Asa Gray, Mez, Paris.».

Далее приведены типовые образцы южноафриканских таксонов сем. *Myrsinaceae*.

1. *Myrsine gilliana* Sond. 1850. Linnaea, 23, 1 : 76.

Isosyntypus: South Africa, «Cap[ut] B[onae] Spei, 1847, N 3371, Zeyher (sub nom. *Myrsine*?)».

Isosyntypus: South Africa, «Caput Bonae Spei, Ecklon et Zeyher 93.7. Euphorb. 47 (sine nom.; *M. gilliana* Sond. (*Rapanea gilliana* Mez), sec. J. Hutchinson in sched.)».

Isosyntypus: South Africa, «Caput Bonae Spei, Ecklon et Zeyher. *Euphorb.* 48 (sine nom.; *M. gilliana* (*Rapanea gilliana* Mez), sec. J. Hutchinson in sched.)». — [=*Rapanea gilliana* (Sond.) Mez, 1902 : 376].

2. *M. ruminata* E. Mey. ex A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 104. — *M. ruminata* E. Mey. 1843, in Drège, Zwei pflanzengeogr. Dokum. (Besond, Beigabe z. Flora, 26, 2): 204, nom. nud.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): South Africa, Caput Bonae Spei, «1837, Drège (b) (sub nom. *M. ruminata* E. Mey.)» (LE!; lectotypus S?). — [= *Embelia ruminata* (E. Mey. ex A. DC.) Mez, 1902 : 331 (cum auct. basion. E. Mey.)].

Протолог: «*Myrsine ruminata* E. M. a) V, c, 12; b) V, e, 34».

[«E. Mey.! ined. in plant. Dreg.» ... «ad Caput B. Sp. in parte orient. infer.», см.: Alph. de Candolle, 1844 : 104].

Исследование, результаты которого приведены в настоящей публикации, было осуществлено при финансовой поддержке Международного научного фонда и правительства Российской Федерации (грант № NV 6300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Мирсиновые (*Myrsinaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). Типовые образцы восточноазиатских таксонов // Нов. сист. высш. раст. 1996а. Т. 30. С. 124—138.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 1. Палеотропические таксоны рода *Ardisia* // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 6. С. 31—42.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 2. Палеотропические таксоны родов *Badula—Monoporus* // Бот. журн. 1996в. Т. 81. № 7. С. 72—82.

Authors of plant names. A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations / Ed. by R. K. Brummitt, C. E. Powell. Comp. by C. E. Powell, P. M. Kirk et al. Kew, 1992. 732 p.

Candolle Alph. de. Myrsineaceae // De Candolle. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1844. Pars 8. P. 75—140, 668—670.

Guillaumin A. Matériaux pour la flora de la Nouvelle-Calédonie LX. Révision des *Myrsinacées* // Bull. Soc. bot. Fr. 1941. T. 88. P. 395—401.

Halliday P. Myrsinaceae // Flora of Tropical East Africa / Ed. by R. M. Polhill. Rotterdam, 1984. P. 1—23.

Heller A. A. Observations on the ferns and flowering plants of the Hawaiian islands // Minnesota Bot. Stud. Bull. 1897. Vol. 9. P. 760—922.

Holmgren P. K., Johnson D., Kallunki J. A. et al. Index to specimens filed in the New York Botanical Garden vascular plant type herbarium. Westport, 1985. 587 p.

Holmgren P. K., Keuken W., Schofield E. K. Index Herbariorum. Pt 1. The Herbaria of the world. 7 ed. Utrecht, 1981. 452 p. (Regn. Veg. Vol. 106).

Hosaka E. Y. A revision of the Hawaiian species of *Myrsine* (*Suttonia, Rapanea*) (*Myrsinaceae*) // Occas. Papers Bishop Mus. 1940. Vol. 16. N 2. P. 25—76.

Majumdar N. C., Banerjee R. N. A note on the citation of a Wallichian specimen // Bull. Jard. Bot. Bruxelles. 1976. Vol. 46. N 3-4. P. 415—417.

Merrill E. D. Genera and species erroneously credited to the Philippine flora // Philipp. Journ. Sci. (Bot.). 1915. Vol. 10. N 3. P. 171—194.

Mez C. Myrsinaceae // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1902. H. 9 (IV.236). 437 S.

Moore S. Myrsinaceae (Dr. H. O. Forbes's Malayan plants) // Journ. Bot. (London). 1925. Vol. 64. Suppl. P. 58—60.

Sleumer H. A revision of the genus *Rapanea* Aubl. (*Myrsinaceae*) in New Guinea // Blumea. 1986. Vol. 31. N 2. P. 245—269.

Smith A. C. Studies of Pacific Island plants. XXV. The *Myrsinaceae* of the Fijian region // Journ. Arn. Arbor. 1973. Vol. 54. N 2. P. 228—292.

Taton A. Contribution à l'étude des genres *Embelia*, *Maesa* et *Rapanea* (*Myrsinaceae*) en Afrique tropicale // Bull. Jard. Bot. Bruxelles. 1980. Vol. 50. N 1/2. P. 201—226.

Wallich N. A numerical list of dried specimens of plants in the East India Company's Museum, collected under the superintendence of Dr. Wallich of the Company's Botanic Garden at Calcutta. London, 1828—1849. 306 p. (Lithographed from a manuscript by N. Wallich and G. Bentham).

Wawra H. Beiträge zur Flora der Hawai'schen Inseln // Flora. 1874. Jg. 57. N 33. S. 521—527.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 XII 1995

SUMMARY

An annotated list of type specimens (93 herbarium sheets) belonging to 61 Palaeotropical taxa of the genera *Myrsine*, *Oncostemon*, *Pimelandra* (= *Ardisia*), *Rapanea*, *Suttonia* (= *Myrsine*) and *Tapeinosperma* (*Myrsinaceae*) kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (St. Petersburg) is presented. In addition to the primary scientific name of a taxon (basionym) with nomenclatural citation and text of herbarium label in LE, category of type, information on location of type collection in other herbaria and accepted name of the species are given. Type material includes 11 isolectotypes (of them 10 are designated here), 38 isotypes, 43 isosyntypes, and 3 isoparatypes.

УДК 581.74 : 582.669

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© С. Х. Торосян

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ТИПАХ СОЦВЕТИЙ В РОДЕ *GYPSOPHILA* S. L. (*CARYOPHYLLACEAE*)

S. CH. TOROSIAN. SOME DATA ON THE TYPES OF INFLORESCENCES IN THE GENUS *GYPSOPHILA* S. L. (*CARYOPHYLLACEAE*)

Изучены соцветия 50 видов рода *Gypsophila*. По степени олиственности и характеру ветвления соцветия закрытые, монотелитические, фрондозио-брактеозные, тирсоидные. Выделены 4 группы тирсоидных соцветий — упрощенные, цимоидные, щитковидные, головчатые. Отмечены переходные формы между группами соцветий у видов рода *Gypsophila*, что свидетельствует, очевидно, об адаптивных и, возможно, о филогенетических потенциях рода.

При уточнении видового состава рода *Gypsophila* L. s. l. в Южном Закавказье мы столкнулись с тем, что во «флорах» — «Флоре СССР» (Шишкин, 1936), «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1945), «Флоре Армении» (Шишкин, 1956) — при описании соцветий видов рода используется неточная с точки зрения современных представлений о морфологии соцветий терминология: метелка щитковидная, соцветие щитковидно-метельчатое, раскидистое соцветие, цветки на верхушке веток одиночные.

А. Л. Тахтаджян (1980) предлагает называть метелку типа гипсолюбки верхоцветной или закрытой. В современной морфологии принято описывать соцветия с помощью системы терминов, образованных на основе разработок W. Troll (1964а : 2), согласно которым «...характеристика форм соцветия должна осуществляться в первую очередь по способу ветвления, мы не должны останавливаться на соцветиях как таковых. Очень важно связывать их с построением всего вегетативного тела и оценивать их по нему». Ал. А. Федоров и 3. Т. Артюшенко (1979) в своей работе о характере соцветий используют некоторые понятия, предложенные Troll. На наш взгляд, их применение при описании соцветий видов рода *Gypsophila* актуально и перспективно, так как дает возможность более углубленного понимания адаптивных и эволюционных потенций рода.

Материал и методика

Соцветия гипсолюбки мы изучали на примере живых растений на «Участке флоры Армении» в Ботаническом саду Национальной академии наук Республики Армения (Ереван) (далее — участок); во время экспедиций; по гербарным материалам Гербария Института ботаники НАН РА (ERE), Сухумского ботанического сада (SUCH). Мы использовали также типы видов, полученные из Женевы (G). В роде *Gypsophila* около 150 видов, растущих в Европе, Азии, Северной Африке.

Изучены следующие 50 видов.

G. acutifolia Fisch. ex Spreng. Растет на каменистых, гипсоносных склонах. Европ. ч.; Кавказ: Причерн., Крым, Предкавк. (ERE, № 2505, 17822, 1227, 1229—1238).

G. altissima L. В луговых степях, на черноземных склонах, травянистых, иногда каменистых, известняковых склонах, реже в сосновых борах. Европ. ч.; Кавказ: Предкавк., Даг.; Зап. и Вост. Сибирь (ERE, № 12396, 49322, 49323, 694, 26741, 1240—1242, 40119).

G. arabica Bark. На сухих склонах, на высоте 1700 м над ур. м. Анатолия; Сирия; Палестина; Ирак; Саудовская Аравия (ERE, № 49744, 58491, 63811).

G. aretioides Boiss. На каменистых, глинистых, известняковых склонах, на высоте 900—2000 м над ур. м. Кавказ: Южн. Закавк.; Ср. Азия: Сев. Иран, Горн. Туркм. (ERE, № 1245—1246, 121920, 122165, 122146, 112278, 136677, 129404, 1455, 100531, 91217, 95962—95965, 92980, 82213, 79785, 79786, 81063, 109875; G! — тип; участок).

G. aucheri Boiss. На сухих каменистых склонах, на высоте 1200—1600 м над ур. м. Эндемик Турции (ERE, № 35046, 36729).

G. bicolor (Freyn et Sint.) Grossh. На сухих песчаных склонах, в светлых лесах, изредка в посевах. Почти во всех высотных поясах (ERE, № 1248—1252, 17821, 17829, 1409, 28611, 87563, 87564, 105248, 105249, 95970, 105513, 17504, 7763, 101290, 101288, 105542, 95966—95969, 12905, 129406, 129913, 122160, 126126, 122025, 105543, 7764, 101289, 30965—30966, 139753, 139754, 74514, 68387, 105449, 136724, 105541, 74513, 105544; участок).

G. brachypetala Trautv. На каменистых лишайниковых склонах, альпийских лугах. Эндемик Турции (ERE, № 44092).

G. capitata Bieb. На каменистых склонах, известняках, гальке, в нижнем и среднем горных поясах. Кавказ: Вост. Закавк., Даг. (ERE, № 1254, 42504).

G. capituliflora Rupr. На каменистых склонах, в альпийской зоне, на высоте 1800—4000 м над ур. м.; на Памире образует своеобразные высокогорные подушечные группировки. Ср. Азия (ERE № 36733, 40418, 50788, 50789).

G. cappadocica Boiss. et Bal. На каменистых сухих склонах, по краям пашен, в нижнем и верхнем горных поясах. Ирано-туранский элемент (ERE, № 1253).

G. cephalotes (Schrenk) Kom. На альпийских и субальпийских лугах и склонах. Зап. Сибирь: Алт.; Центр. Азия; Афганистан (ERE, № 1255, 1256, 36730, 50790).

G. collina Stev. ex Ser. На склонах холмов. Румыния; Крым (ERE, № 1257).

G. confertifolia Hub.-Mor. В сосновых лесах, по берегам рек, на высоте 1500 м над ур. м. Евросредиземноморский элемент (ERE, № 36735).

G. curvifolia Fenzl. На каменистых склонах, на высоте 1000—2500 м над ур. м. Эндемик Турции (ERE, № 35040).

G. davurica Turcz. ex Fenzl. На степных щебнистых склонах. Вост. Сибирь; Дальн. Восток; Монголия (ERE, № 50236).

G. desertorum (Bunge) Fenzl. На осыпях, альпийских лугах. Зап. Сибирь; Сев. Монголия (ERE, № 67498).

G. elegans Bieb. На каменистых склонах, прибрежной гальке, в посевах, во всех горных поясах. Кавказ: Причерн., Крым, Закавк.; Иран (ERE, № 1268—1276, 35044, 38716, 63816, 68478, 110804, 126124, 122681, 7771, 7767, 100530, 100532, 1141, 1451, 110803, 68787, 68788, 1016291, 69411, 17497, 68347, 17499, 28782, 41310, 121944, 35387, 75353, 17501—17503, 136678, 105518, 17495, 74512, 108961, 7775, 7776, 7765, 7768, 7769, 7770, 7772, 7773, 17500, 122024, 6144, 75350—75352, 112232, 126124, 105517, 105506, 39172, 2575, 108826, 36757, 400506, 114791, 40429, 129915, 39171, 7110, 7780, 123250, 123251, 105564, 1419, 7778, 1420—1424, 1426—1428, 1430, 1432, 1434, 1435, 1437, 1440, 105560—105562, 105565, 105566, 105554—105556, 126123, 68044, 110805, 104989, 1417, 11493, 130174, 1418, 105519—105520, 73195, 110806, 114792, 114933, 39170, 105563, 105245, 122143, 122231, 29231, 122646, 105516, 1410, 1412—1416, 1435, 106093, 105515, 105551—105553, 104234, 105568, 110802, 110807, 108827, 1433, 121918, 7781, 131658, 1425, 7777, 7779, 105557—105559, 105569, 122144, 122145, 7103, 7104, 17496, 105514, 105570).

G. eriocalyx Boiss. На сухих глинистых склонах, в среднем горном поясе. Ирано-туранский элемент (ERE, № 36734).

G. fastigiata L. В сосновых лесах, на песчаных почвах. Встречается только в Ср. Европе (ERE, № 32360, 27874, 38715, 40825, 49883, 46482, 1258).

G. glandulosa (Boiss.) Walp. На каменистых осыпях, глинистых берегах, в альпийской и субальпийской зоне, на высоте 1300—4000 м над ур. м. Зап. Закавк. (ERE, № 1259, 1260).

G. glomerata Pall. ex Adams. На сухих каменистых и известняковых склонах. Болгария; Румыния; Венгрия; Крым; Кавказ (ERE, № 32896, 32897, 33901, 33900).

G. heteropoda Freyn et Sint. На песчаных склонах, в посевах, в нижнем и среднем горных поясах. Южн. Закавк.; Ср. Азия; Сев. Иран (ERE, № 46272, 105546—105549, 7105, 114789, 123252—123255, 95971—95974, 29075, 27508, 129916, 136677, 105246, 68833, 122161, 112229, 112230, 88250, 78002, 78003, 31259, 110801, 110800, 122162, 22431, 25886, 17494, 1450, 1443, 1445—1450, 136670; участок).

G. hispida Boiss. На каменистых сухих склонах, в нижнем и среднем горных поясах. Южн. Закавк.; Турция (G! — тип, № 549).

G. intricata Frahch. (= *Bolbosaponaria intricata* (Franch.) Bondar.). На глинистых и известняковых склонах, песчаных осыпях. Эндемик Ср. Азии (ERE, № 1265, 1266).

G. krascheninnikovii Schischk. В песчаных солонцеватых степях, по берегам рек. Эндемик Ср. Азии (ERE, № 1277, 1278).

G. libanotica Boiss. На каменистых склонах, на высоте 1200—2400 м над ур. м. Евросредиземноморский элемент (ERE, № 35047).

G. litwinowii K.-Pol. На степных меловых скалах. Европ. ч.: Волж.-Дон. Эндемик (ERE, № 66042).

G. minutiflora Bark. На гипсоносных склонах, в нижнем и среднем горных поясах. Турция (ERE, № 35042).

G. muralis L. На полях, заброшенных пашнях, по окраинам солончаков, в среднем горном поясе. Палеарктический элемент (ERE, № 53987, 27875, 67499, 28791, 28790, 23605, 36736, 1442, 66772, 77719, 88249).

G. nabelekii Schischk. На сухих склонах, распространен от среднего пояса до альпийского включительно. Кавказ: Вост. и Южн. Закавк. (ERE, 58776, 105540, 81065, 112227, 73199, 7100, 7101, 7113, 105539, 63476, 63884, 63885, 99910, 136446, 136447).

G. paniculata L. В луговых степях, на опушках сосновых боров, на известняковых склонах, в среднем и нижнем горных поясах. Европа; Кавказ; Зап. Сибирь; Ср. Азия; Сев. Монголия; Зап. Китай (ERE, № 1279—1286, 28792, 26351, 33881, 28793, 36726, 65374).

G. patrinii Ser. На лужайках альпийского типа, в среднем и верхнем горных поясах. Европа; Зап. и Вост. Сибирь; Ср. Азия; Сев. Монголия (ERE, № 48948, 54922, 50791, 48946, 55879, 55643, 1236, 1262).

G. perfoliata L. На солонцеватых лугах, в нижнем и среднем горных поясах. Кавказ: Южн. Закавк. (ERE, № 166, 38714, 46483, 32359, 1346, 72321, 7112, 7762, 99530; G! — тип).

G. picta (Boiss.) Boiss. (= *Psammophiliella picta* (Boiss.) Ikonn.). На каменистых и глинистых склонах, в среднем горном поясе. Южн. Закавк. (Тип вида, G!).

G. pilosa Huds. (= *G. porrigens* (L.) Boiss., *Pseudosaponaria pilosa* (Huds.) Ikonn.). В сорных местах, на полях, в нижнем и среднем горных поясах. Кавказ: Южн. Закавк.; Ср. Азия: Горн. Туркм.; Турция (Мал. Азия); Иран; Ирак (ERE, № 108825, 112228, 22430, 110252, 136675, 1453, 110251, 1454, 83500, 64900, 1452).

G.-repens L. На сухих склонах в субальпийской зоне. Европа (ERE, № 36725, 68479).

G. robusta Grossh. На сухих склонах. Кавказ: Южн. Закавк. (ERE, № 1327—1330).

G. ruscifolia Boiss. На сухих холмах и склонах, распространен от нижнего горного пояса до верхнего. Сирия; Ирак; сев.-вост. Иран (ERE, № 36731).

G. sericea (Ser.) Kryl. На скалах и каменистых склонах. Зап. и Вост. Сибирь (ERE, № 54983, 55074, 60428).

G. serotina Hayne ex Willd. (= *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn.). На полях и пашнях. Европа; Зап. и Вост. Сибирь; Дальн. Восток (ERE, № 61162).

G. silenoides Rupr. На альпийских лугах. Кавказ: Мал. Азия (ERE, № 1331, 1337, 35041; SUCH).

G. simulatrix Bornm. et Woronow. На каменистых и известняковых склонах, в нижнем и среднем горных поясах. Эндемик Турции (ERE, № 35048).

G. stevenii Fisch. ex Schrank. На каменистых склонах в пустынных степях, в нижнем и среднем горных поясах. Кавказ: Вост. Закавк. (ERE, № 1338, 1340, 1341, 36711).

G. szovitsii Fisch. et Mey. ex Fenzl. На глинистых склонах, в нижнем и среднем горных поясах. Кавказ: Вост. и Южн. Закавк. (ERE, № 18840, 68789, 68790, 95975, 126125, 124043, 22429, 137769, 7108, 7109, 1456—1458, 26065, 124513, 129917, 122163, 122164, 74510, 74511, 134863, 121919, 17493, 105538).

G. takhtadzhanii Schischk. ex Ikonn. На каменистых гипсоносных скалах. Эндемик Армении. (Тип вида —ERE, № 26000).

G. tenuifolia Bieb. В высокогорьях, иногда в среднем горном поясе. Кавказ (ERE, № 1342, 1345, 54658, 35049, 122979, 122980, 105545, 135369, 134789, 78004, 88248, 88247, 88311, 107205, 124543, 121150, 122019, 122110, 111035, 1459, 121464, 121496, 122010, 122009, 129407, 1460; участок).

G. tomentosa L. На засоленных местах. Сев.-вост. Испания (ERE, № 71147).

G. tubulosa (Jaub. et Spach.) Boiss. В дубовых редколесьях, в степях, на высоте 100—1000 м над ур. м. Евросредиземноморский элемент (ERE, № 36732).

G. uralensis Less. В трещинах скал, на каменистых склонах, Европ. ч. (Урал, Сев. и Центр. Россия (ERE, № 54142).

G. virgata Boiss. На известняковых склонах, в нижнем и среднем горных поясах. Кавказ: Южн. Закавк.; Зап. Иран (ERE, № 35045, 7106, 7107, 25887, 85200; G! — тип вида, № 4269).

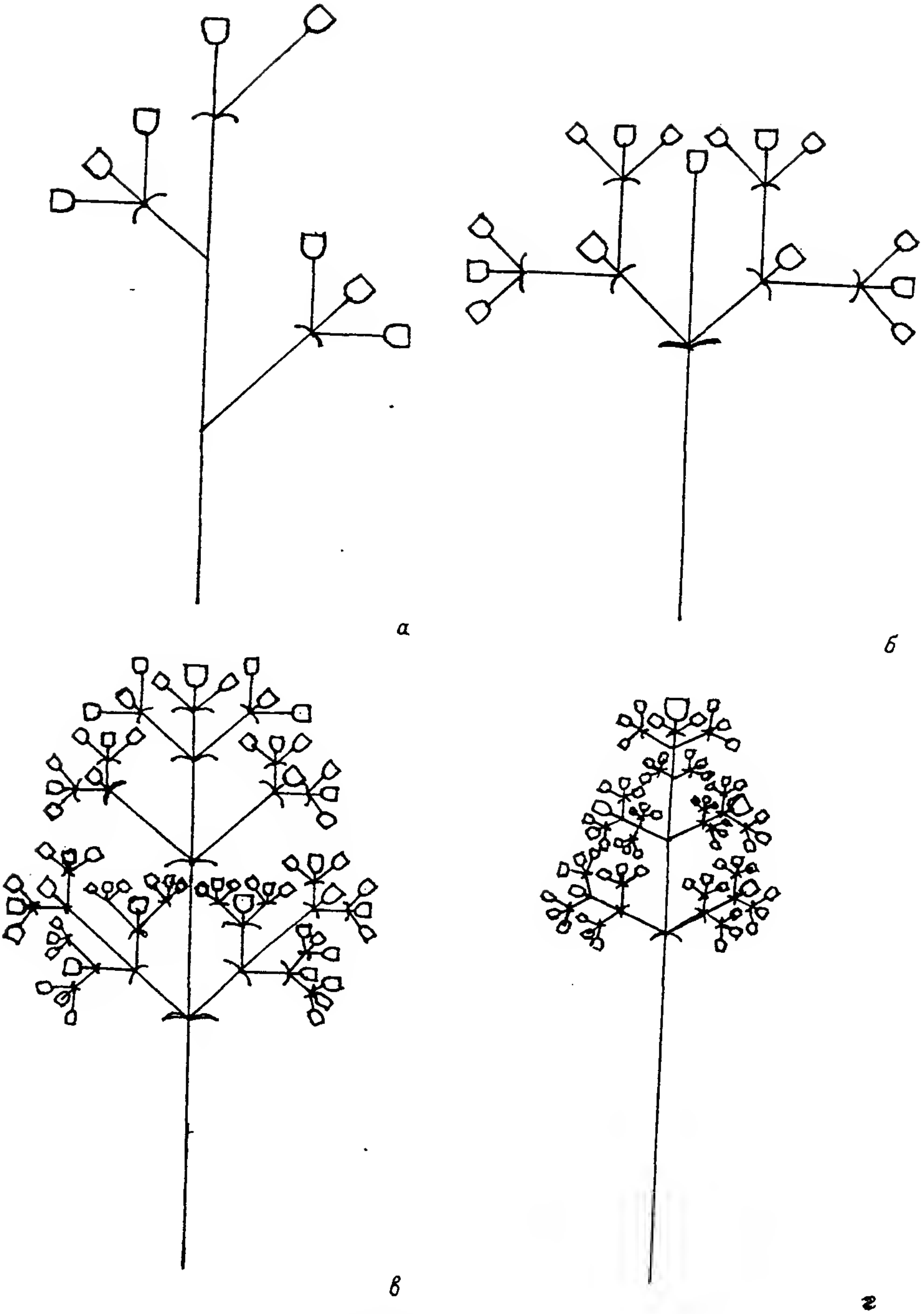
Результаты исследований

В общем соцветия у изученных видов рода *Gypsophila* можно определить как закрытые, монотелитические, тирсоидные. Это значит, что главная ось ветвится моноподиально, а боковые — симподиально (тирс), все апексы главной и боковых осей соцветия заканчиваются цветками (закрытые монотельные); в основании и в нижних частях соцветия развиваются нормальные, ассимилирующие (фрондозные) листья, в то время как прицветные листья в верхушечной части соцветия морфологически видоизменены в брактеи или прицветники (брактеозные). Таким образом, характер облиственности у соцветий видов рода *Gypsophila* фрондозно-брактеозный. Поскольку в этом типе соцветия сочетаются и моноподиальное, и симподиальное (цимозное) типы ветвления, эти соцветия относятся к сложным или комплексным. Согласно работе Troll (1964a), боковые участки сложного соцветия называются парциальными соцветиями, или цимами. Эти цимы у различных видов имеют разную степень сложности, что и позволило разделить их на следующие группы: упрощенный тирс, цимоидный, щитковидный, головчатый тирс.

Упрощенный тирс, или монотирс (см. рисунок, *а*). Соцветие этого типа характеризуется расположением цим непосредственно на главной оси соцветия (ветвление 1-го порядка). Оно свойственно *G. aretioides* — растению с подушковидной жизненной формой, произрастающему в аридных условиях. Б. К. Шишкин (1936, 1956), А. А. Гроссгейм (1945), K. Rechinger (1988) описывают *G. aretioides* как «вид с одиночными цветками» и используют этот признак как диагностический. Однако при внимательном изучении многих экземпляров этого вида обнаружено, что из прицветников верхушечного цветка главной оси выходят 1—2—3 цветка: образуется 2-цветковое (диада) или 3-цветковое (триада) соцветие. Такое строение может быть как у редуцированной кисти, так и у редуцированного дихазия. В таких случаях Troll (1964a, b) рекомендует обращать внимание на мощные, хорошо развитые экземпляры, на которых структура соцветий выражена более четко. В результате наших наблюдений за *G. aretioides* на живом материале было выявлено, что в таких развитых соцветиях из пазух листьев главной оси выходят боковые соцветия с отчетливо выраженным симподиальным ветвлением. Это дихазиальные парциальные соцветия — цимы, число которых при благоприятных условиях доходит до 5 и более, а число цветков в соцветии может достигать 12, 15, 20. Это позволило нам отнести соцветие *G. aretioides* к группе упрощенных тирсов, а не к группе «одиночных цветков и малоцветковых соцветий» (Кондорская, 1979 : 84).

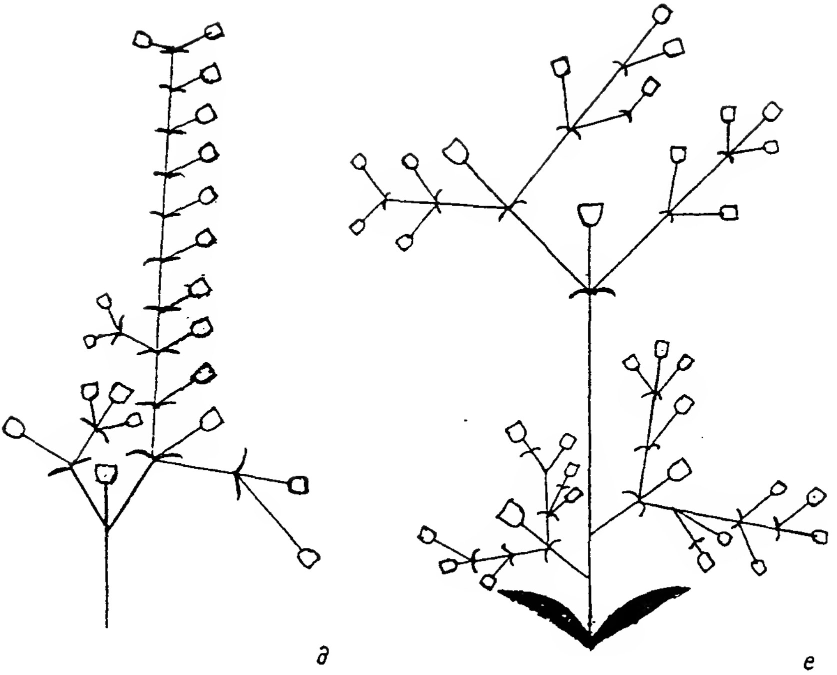
Цимоидные тирсы (см. рисунок, *б*). Это соцветия, у которых парциальные соцветия развиваются на осях 2-го порядка (дитирсы) и более высоких порядков (плейотирсы). Посредством симподиального ветвления простой дихазий дает начало более или менее мощным, полным дихазиям с несколькими порядками ветвления. У видов с цимоидным типом ветвления междоузлия и цветоножки в большинстве случаев длинные, дистальные цимы хорошо развиты, многократно ветвятся, что приводит к образованию рыхлых раскидистых соцветий. Число порядков ветвления и соответственно количество цим при благоприятных условиях развития возрастают. При неблагоприятных условиях цимы не развиваются и образуются только 2—3 цимоида (тирс, у которого несколько цим развиваются в непосредственной близости от верхушечного цветка главной оси). Соцветия — цимоидные тирсы с 2—6 порядками ветвления отмечены у *G. arabica*, *G. aucheri*, *G. curvifolia*, *G. desertorum*, *G. elegans*, *G. heteropoda*, *G. hispida*, *G. intricata*, *G. krascheninnikovii*, *G. libanotica*, *G. litwinowii*, *G. minutiflora*, *G. nabelekii*, *G. patrinii*, *G. pilosa*, *G.-picta*, *G. repens*, *G. robusta*, *G. ruscifolia*, *G. silenoides*, *G. stevenii*, *G. szovitsii*, *G. tenuifolia*, *G. tomentosa*, *G. tubulosa*, *G. virgata*. Эти виды произрастают в основном в нижнем, среднем и верхнем горных поясах, *G. elegans* встречается на всех высотах, *G. nabelekii*, *G. silenoides*, *G. tenuifolia* — от среднего горного пояса до альпийского включительно. Виды приурочены к каменистым, известняковым, глинистым склонам.

Следует отметить, что для *G. pilosa*, *G. szovitsii*, *G. stevenii*, как и для других видов



Типы соцветий в роде *Gypsophila*.

а — упрощенный тирс, *б* — цимоидный тирс, *в* — щитковидный тирс, *г* — головчатый тирс, или цефалоид, *д* — односторонний дихазий у *G. pilosa*, *е* — цимоидный тирс у *G. pilosa*.



Продолжение рисунка.

рода, иногда характерно формирование своеобразной цимы — одностороннего дихазия (Guillard, 1857). В этом случае одна ветвь дихазия завершается цветком, выходящим из пазухи прицветника, а другая ветвь продолжает разрастаться, ось нарастает дальше, из пазухи прицветника снова выходит цветок — это одна ветвь следующего дихазия, а другая продолжает расти, в результате образуется симподий (см. рисунок, *д*). Поскольку соцветия этого типа обычно сочетаются с образованием на том же экземпляре нормально развитых цим, в целом все соцветие можно определить как нормально развитый цимоидный тирс с 3—4 порядками ветвления (см. рисунок, *е*). Эти односторонние дихазии у *G. pilosa*, по-видимому, и имел в виду С. С. Иконников (1979) при описании им нового монотипного рода *Pseudosaponaria*, отличающегося «очень длинными (2—4 см) нитевидными цветоножками и своеобразным дихазиальным соцветием» (с. 145). Такие варианты дихазия свойственны соцветиям не только рода *Gypsophila*, но и некоторых других родов сем. *Caryophyllaceae*. На наш взгляд, этот признак не может служить критерием для описания отдельного рода. Многообразие такого типа соцветий и их сложная природа подчеркнуты в работе Тахтаджяна (Takhtajan, 1991 : 118): «...с эволюцией сложные дихазии подвергаются решительным изменениям, в результате которых часто трудно найти их истинную морфологическую природу». Следовательно, по выявлению настоящей природы этого типа соцветий данный признак может быть использован в систематике.

Щитковидные тирсы (см. рисунок, *в*). Они образуются в результате укорочения у цимоидных тирсов междоузлий главной оси соцветия и осей высоких порядков. Соцветия этой группы отмечены у *G. altissima*, *G. aucheri*, *G. bicolor*, *G. collina*, *G. davurica*, *G. eriocalyx*, *G. fastigiata*, *G. paniculata*, *G. perfoliata*, *G. simulatrix*, *G. uralensis*. Эти виды произрастают в нижних, средних и верхних горных поясах, в трещинах скал, на каменистых известняковых склонах, на песках, глинисто-щебнистых склонах, изредка встречаются в посевах (*G. bicolor*).

Головчатые тирсы, или цефалоиды (см. рисунок, *г*). Головчатые соцветия — цефалоиды (Troll, 1964a, b) — образуются у видов при максимальном сокращении междоузлий главной оси и паракладиев, что можно установить при специальном исследовании этих соцветий. Цефалоиды у видов рода — это дихазии с 5—6 порядками ветвления и редуцированными междоузлиями — плейотирсы. Соцветия этой группы отмечены у *G. capitata*, *G. capituliflora*, *G. cappadocica*, *G. cephalotes*, *G. confertifolia*, *G. glomerata*, *G. takhtadzhanii*. Эти растения встречаются в основном в верхнем поясе, в субальпийской и альпийской зонах.

Помимо отмеченных групп соцветий существуют промежуточные формы. Так, у *G. tenuifolia* соцветие — рыхлый цимоидный тирс, но имеются экземпляры, у которых цимы сближены в щитки и как бы образуют щитковидный тирс. То же самое наблюдается у отдельных особей *G. acutifolia*, *G. altissima*, *G. nabelekii*, произрастающих на каменистых, гипсоносных, черноземных склонах, в луговых степях. У видов *G. nabelekii*, *G. tenuifolia* имеются образцы, где цимы сближены в еще большей степени, внутри соцветия происходит укорочение ножек цветка и наблюдается тенденция к формированию головки и образованию щитковидно-головчатого тирса, на что указывает и В. Р. Кондорская (1989). У видов *G. nabelekii*, *G. tenuifolia*, распространенных от верхнего горного пояса до альпийского включительно, существуют экземпляры с варьирующими типами соцветий; у них встречаются и цимы, и цимоидно-щитковидные, и щитковидно-головчатые тирсы.

У видов *G. eriocalyx*, *G. collina*, *G. fastigiata* в основном щитковидно-тирсоидные соцветия, но встречаются особи, у которых цветоножки настолько укорочены, что можно говорить о тенденции к образованию щитковидно-головчатого тирса.

Для видов *G. aretioides*, *G. capituliflora*, *G. cephalotes*, *G. brachipetala*, *G. desertorum*, *G. patrinii*, *G. nabelekii* характерна следующая особенность жизненной формы: вегетативная «зона торможения» резко отделяется от генеративной «зоны обогащения» (Troll, 1964a : 182). Нижняя часть надземных побегов с недоразвитыми междоузлиями и множеством листьев образует розетку, тогда как верхняя четко определяется как флоральная, т. е. для этих видов характерна несколько бóльшая специализация соцветия.

Наличие 4 основных типов соцветия и 2 промежуточных между ними форм у изученных нами 50 из 150 видов рода *Gypsophila*, а также наличие видов с нерасчлененными надземными побегами, и наоборот, с четким членением на вегетативную и флоральную зоны свидетельствуют о том, что особенности ветвления и, следовательно, образование нескольких морфотипов рода играют важную роль в эволюции рода и, вероятно, являются одними из ведущих факторов в адаптивном комплексе видов рода *Gypsophila*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Род *Gypsophila* L. // Флора Кавказа. Баку, 1945. Т. 3. С. 261—275.

Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*). 6 // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т.15. С. 144—147.

Кондорская В. Р. О соцветиях *Silenoideae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 78—92.

Кондорская В. Р. О применении термина «дихазий» // Биол. науки. 1989. № 2. С. 66—71.

Тахтаджян А. Л. Соцветие // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 38—43.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., 1979. 296 с.

Черепанов С. К. Gypsophila L. // Сосудистые растения СССР. Л., 1981. С. 161—162.

Шишкин Б. К.Gypsophila L. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 160—177.

Шишкин Б. К. Gypsophila L. // Флора Армении. Ереван, 1956. Т. 2. С. 160—177.

Guillard A. De inflorescence composé // Bull. Soc. Bot. France. 1857. Vol. IV. P. 452—464.

Rechinger K. Y., Gypsophila L. // Flora Iranica. Graz, 1988. Vol. 163. P. 206—246.

Takhtajan A. L. Evolutionary in flowering plants. N. Y., 1991. 300 p.
Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964a. Bd 1.
Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964b. Bd 2.

Институт ботаники
НАН Республики Армения
Ереван

Получено 11 IX 1995

SUMMARY

Inflorescences in 50 species of the genus *Gypsophila* are analysed. In accordance with the degree of foliage development and pattern of branching closed, monotelic, frondose-bracteose, thyrsoid inflorescences are distinguished. Four groups of thyrsoid inflorescences, monothyrsoid, dithyrsoid, corymbiformic, capituliformic are recorded. Transitional types of inflorescences are revealed. They seem to indicate the adaptive and probably phylogenetic potencials of the genus.

УДК 582.394 (571.1)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© **И. И. Гуреева**

ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRYOPTERIS EXPANSA* (*ASPIDIACEAE*) КОРЕННЫХ СООБЩЕСТВ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ[1]

I. I. GUREEVA. ECOLOGY-DEMOGRAPHIC ANALYSIS OF THE *DRYOPTERIS EXPANSA* (*ASPIDIACEAE*) COENOPOPULATIONS IN THE PRIMARY ASSOCIATION OF THE KUZNETSK ALATAU

Приведены результаты исследования организации ценопопуляций *Dryopteris expansa* в наиболее типичных для вида коренных лесных и подгольцовом сообществах Кузнецкого Алатау.

Равноспоровые папоротники играют заметную роль в сложении травяного покрова темнохвойных и черневых лесов гумидных районов горных систем Южной Сибири. Из видов рода *Dryopteris* Adans. (сем. *Aspidiaceae* Mett. ex Frank) наиболее широко распространен щитовник распростертый *D. expansa* (C. Presl) Fr.-Jenk. et Jermy — преимущественно горно-лесной папоротник, ареал которого охватывает умеренные области Северного полушария. В Сибири *D. expansa* широко распространен в гумидных районах Алтае-Саянской горной области, где произрастает и нередко доминирует в травяном покрове пихтовых, кедрово-пихтовых и черневых лесов, доходит до границы леса и заходит в подгольцовый пояс.

Систематика *D. expansa* весьма трудна, поэтому приведем основные синонимы, встречающиеся в отечественной литературе: *Dryopteris austriaca* (Jacg.) Woynar ex Schinz et Thell. — *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alst. — *D. assimilis* S. Walker. По всей вероятности, именно этот вид под названием *D. lanceolatocristata* изучали Г. П. Серая с соавт. (1980, 1985), в работах которых есть сведения о морфологии и онтогенезе спорофита и строении его ценопопуляций на Урале. Данные о гаметофитах видов рода *Dryopteris* содержатся в работе Л. М. Карнишиной (1975). Полного изучения возрастного состава поселений спорофитов, половозрастного состава поселений гаметофитов и анализа их взаимоотношений в естественных условиях у *D. expansa* ранее не проводилось.

Данная работа посвящена изучению возрастной дифференциации спорофита и гаметофита *D. expansa* и организации его ценопопуляций в наиболее типичных для вида коренных фитоценозах Кузнецкого Алатау.

---

[1] В 1992—1993 гг. исследования выполнялись при финансовой поддержке Комитета по высшей школе Министерства науки РФ (грант № 2-103-5-32).

Материал и методика

Стационарные исследования проводились в 1982—1993 гг. в северной и центральной частях Кузнецкого Алатау, на территории Кемеровской обл. (поселки Новый Берикуль и Белогорск) и Республики Хакасия (пос. Коммунар). Ценопопуляции *Dryopteris expansa* изучались в черневом поясе (сообщества 1 и 2) в северных низкогорьях, в горно-таежном поясе (сообщество 3) на западном макросклоне, в горно-таежном (сообщество 4) и подгольцовом (сообщество 5) поясах на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау. Приводим описания сообществ.

1. Черневой березово-осиново-пихтовый вейниково-папоротниково-мелкотравный лес (северо-западный пологий склон, 480 м над ур. м.). Древесный ярус сформирован *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L. и *Abies sibirica* Ledeb. (8П10с1Б+К, сомкнутость крон 0.5—0.6). В травяном ярусе (общее проективное покрытие 80 %) преобладают *Calamagrostis obtusata* Trin., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Stellaria bungeana* Fenzl.; проективное покрытие *Dryopteris expansa* 2—3 %.

2. Пихтово-кедровый осочково-папоротниковый лес (северо-западный крутой склон, 550 м над ур. м.). Древостой сформирован *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* (6К4П, сомкнутость крон 0.7—0.8). В травостое (общее проективное покрытие 70—80 %) доминируют *Carex macroura* Meinsh. и мелкие папоротники *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*. Проективное покрытие *Dryopteris expansa* 2—3 %.

3. Пихтовый чернично-папоротниковый лес (северо-восточный склон, 700 м над ур. м.). Древесный ярус сформирован *Abies sibirica* (10П, сомкнутость крон 0.6—0.7). В травостое (общее проективное покрытие 80—90 %) доминируют *Dryopteris expansa* (20 %), *Vaccinium myrtillus* L., *Calamagrostis obtusata*, *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella* L.

4. Пихтовый разнотравно-папоротниковый лес (пологий северный склон, 800 м над ур. м.). Древесный ярус сформирован *Abies sibirica* (10П, сомкнутость крон 0.4—0.6). В травяном ярусе (общее проективное покрытие 90 %) преобладают *Dryopteris expansa* (40—45 %), *Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium albiflorum* Ledeb., *Calamagrostis obtusata*.

5. Подгольцовое кустарниковое редколесье (пологий северо-восточный склон, 1250 м над ур. м.). Разреженный древесный ярус состоит из *Abies sibirica* и *Betula tortuosa* Ledeb.; кустарниковый ярус густой (сомкнутость 0.7—0.8), сформирован *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие 80—90 %) доминируют *Dryopteris expansa* (50—60 % в куртинах), *Vaccinium myrtillus*, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Saussurea latifolia* Ledeb.

При исследовании ценопопуляций мы использовали эколого-демографический подход, при котором наиболее существенной является возрастная дифференциация элементов ценопопуляции. Возрастная дифференциация проводилась как по биологическому возрасту, или возрастному состоянию, так и по календарному возрасту. Возрастные состояния и периоды онтогенеза выделяли по принятой в эколого-демографических исследованиях схеме (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988). Календарный (условный) возраст спорофитов определяли по методике Т. Д. Погореловой и Т. А. Работнова (1978) путем подсчета сохранившихся на ризоме филлоподиев с последующим делением полученного числа на число вай, образовавшихся в год учета; результат показывает возраст сохранившейся части ризома. Индексы возрастных состояний спорофита приняты по работе Н. Н. Лащинского и Н. И. Шориной (1985), гаметофита — по работе Н. И. Шориной (1991а) с некоторыми дополнениями. Поскольку гаметофиты разных видов папоротников почти не имеют морфологических различий, для достоверного определения принадлежности обнаруженных в природе гаметофитов к *Dryopteris expansa* и изучения онтогенеза их вместе с кусочками субстрата изымали из мест обычного произрастания молодых спорофитов этого вида (разлагающиеся стволы деревьев, пни), картировали, описывали и выращивали в лабораторных условиях до появления спорофитов, которые можно было достоверно идентифицировать.

При изучении строения ценопопуляций выделяли (Шорина, 1991а, б) гемипопуляции (термин В. Н. Беклемишева, 1960) спорофитов и гаметофитов. Возрастной состав и плотность в гемипопуляциях спорофитов определяли на трансектах, которые закладывали в разных частях ценозов и разбивали на площадки размером в 1 м^2. В трех сообществах были проведены повторные исследования возрастного состава гемипопуляции спорофитов через 7 (сообщество 1) и 10 (сообшество 4, 5) лет. В качестве счетной единицы использовали морфологически целостную особь (генету или рамету). Во всех ценозах обследован валеж разной степени разрушенности с целью выявления поселений гаметофитов и молодых спорофитов (степень разрушенности в понимаиии В. И. Антоновой, 1981). В гемипопуляциях гаметофитов определяли возрастной и половой состав; в одной из гемипопуляций (сообщество 1) прослежена их динамика.

Возрастная дифференциация спорофитов и гаметофитов *Dryopteris expansa*

Как известно, равноспоровым папоротникам свойствен сложный жизненный цикл (цикл воспроизведения), характеризующийся чередованием гаметофазы (гаметофиты, гаплобионты) и спорофазы (спорофиты, диплобионты). Гаметофиты и спорофиты являются самостоятельными организмами, имеющими собственный онтогенез. Совмещение гамето- и спорофазы — спорофит на гаметофите — относительно кратковременное.

Гаметофиты (заростки) *Dryopteris expansa* — зеленые одио-малолетние слоевцовые растения, представляющие собой маленькие, обычно сердцевидные пластинки с ризоидами.

В течение онтогенеза изменяются форма и размеры слоевища, направление клеточных делений, развивается меристема. Используя вслед за Шориной (1991а) эти признаки в качестве критериев возрастных состояний, мы выделили в онтогенезе гаметофита 3 периода и 6 возрастных состояний: виргинильный период с возрастными состояниями проростка (*p*), ювенильного (*j*), имматурного (*im*) и виргинильного (*v*) гаметофита; дефинитивный, представленный зрелыми взрослыми гаметофитами (*d*); сенильный период, представленный старыми (*s*) гаметофитами. Проростки и ювенильные гаметофиты имеют форму протонемы, имматурные гаметофиты языковидные, виргинильные почти сердцевидные, и только дефинитивные гаметофиты приобретают типичную для равноспоровых папоротников класса *Polypodiopsida* сердцевидную форму с хорошо развитой на апикальном конце выемкой, в которой формируется меристема, и крыльями; такую же форму имеют старые гаметофиты. У 3 % исследованных сердцевидиых гаметофитов (175) обнаружеиа пролиферация краевых клеток в боковые ответвления. В поселениях гаметофитов присутствуют имматурные и виргинильные стерильные и мужские; мелкие дефинитивные медленно растущие мужские; более крупные дефинитивные обоеполые, протерандрические, впоследствии обычно женские; наиболее крупные, быстрорастущие и долговечные дефинитивные женские, на которых образуется 4—15 архегониев; старые стерильные или неоплодотворенные.

Спорофит *D. expansa* — многолетнее, многократно спороносящее летнезеленое розеточное растение, гемикриптофит. Ризом наземный, радиально симметричный, несущий плотно расположенные основания черешков отмерших вай — филлоподии, от которых отходят ветвящиеся придаточные корни. На первых этапах онтогенеза ризом ортотропный, затем горизонтальный, восходящий на апикальном конце. Филлоподии покрыты многослойной опробковевшей паренхимой, после отмирания внутренних тканей продолжительное время сохраняют свою форму, хотя состоящая из них часть ризома уже не функционирует. Разрушение участков ризомов, состоящих из отмерших филлоподиев, зависит от деятельности организмов-деструкторов: чем она активнее, тем быстрее разрушаются отмершие участки ризомов. Ризом в течение всей жизни может оставаться одноосным, но чаще всего у взрослых спорофитов наблюдается его ветвление. Ветвление филлогенное, боковые побеги образуются из придаточных почек, возникающих на абаксиальной стороне филлоподиев (по 1, реже — по 2. почки). Подобное образование боковых побегов характерно для видов рода *Dryopteris* (Котухов, 1966; Серая и др., 1980; Науялис, Филин, 1983; Гуреева, 1990). При развитии на одном ризоме нескольких боковых формируется недолговечная система ризомов одного, очень редко — двух порядков ветвления, при отмирании оснований отбегов распадающаяся на отдельные одноосные ризомы. Отделение боковых побегов не влияет на основной и обычно не связано с отмиранием несущего этот побег филлоподия. Путем отделения боковых побегов от основного осуществляется вегетативное размножение.

Апекс плоский, у взрослых растений достигающий 1 мм в диам., отчленяет примордии вай, располагающиеся спирально. Поскольку уже на первых этапах жизни заложение примордиев опережает их разворачивание, они оказываются собранными в верхушечную почку типичного для розеточных папоротников строения (Храпко, 1984; Лащинский, Шорина, 1985; Гуреева, 1990).

Вайи у спорофитов первых лет жизни как в лабораторных, так и в естественных условиях зимнезеленые, розетки образуются из поочередно разворачивающихся зачатков, при этом каждая последующая вайя рассечена сложнее предыдущей. У взрослых спорофитов в условиях сезонного климата вайи летнезеленые, розетки формируются из одновременно разворачивающихся в начале вегетации нескольких (2—8) наиболее зрелых зачатков, вайи в розетках имеют одинаково рассеченные пластинки. Сорусы располагаются на обычных зеленых вайях.

В течение онтогенеза спорофита изменяются форма, размеры, степень рассеченности пластинок вай; число вай в розетке; степень сформированности, форма, размеры, соотношение отмершей и живой частей ризома; появляется, а затем угасает способность к спороношению. На основании этих признаков в онтогенезе спорофита *D. expansa* выделены 3 периода и 10 возрастных состояний: пререпродуктивный (виргинильный) период с возрастными состояниями зародыша (*em*), проростка (*p*), ювенильного (j_1, j_2, j_3), имматурного (*im*) и виргинильного (*v*) спорофитов; репродуктивный период с возрастными состояниями молодого (sp_1), зрелого (sp_2) и стареющего (sp_3) спороносящих спорофитов; пострепродуктивный (сенильный) период с возрастными состояниями субсенильного (*ss*) и сенильного (*s*) спорофитов. В некоторых случаях спорофиты, особенно растущие в неблагоприятных микроусловиях, не вступают в период репродуктивной зрелости, а переходят из виргинильного состояния в сенильное. Габитуально они напоминают ювенильные, имматурные или виргинильные спорофиты, но на ризоме преобладают процессы отмирания. Такие особи мы считаем квазисенильными (*qs*) (термин Т. А. Работнова, 1975).

Строение ценопопуляций *Dryopteris expansa*

Ценопопуляции *D. expansa* состоят из поселений (гемипопуляций) гаметофитов и спорофитов. Гаметофиты образуют небольшие по площади (обычно не более 20—100 см²) скопления плотностью 1.4± 0.2—1.6 ± 0.3 особи на 1 см². Спорофиты входят в состав травяного покрова ценозов, занимая площади в сотни квадратных метров, где плотность их колеблется от 3.2 ± 0.8 до 7.4 ± 1.7 особи на 1 м²; небольшие их скопления наблюдаются на гниющих пнях, колодах, бревнах.

В исследованных лесных ценозах гемипопуляции гаметофитов *D. expansa* обнаружены только на свободных от мхов и других растений участках слабо разрушенных, лишенных коры поваленных стволов и пней деревьев. Такие участки — идеальное место для прорастания спор и приживания гаметофитов, поскольку гниющая древесина впитывает и хорошо удерживает влагу от тающего снега и осадков. Сведения о приуроченности гаметофитов и молодых спорофитов видов рода *Dryopteris* к гниющей древесине имеются в работах И. И. Науялиса (1979, 1989а, б). В подгольцовом ценозе отдельные гаметофиты или небольшие скопления обнаружены на мощно

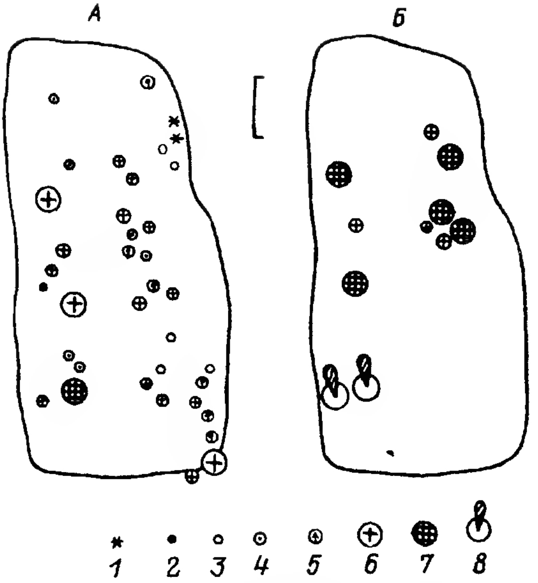


Рис. 1. Динамика гемипопуляции гаметофитов на бревне (фрагмент карты).

Даты исследования: *А* — 19 VIII 1993, *Б* — 1 II 1994. *1—8* — гаметофиты в разных половозрастных состояниях: *1* — имматурные стерильные, *2* — имматурные мужские, *3* — виргинильные стерильные, *4* — виргинильные мужские, *5* — дефинитивные мужские, *6* — дефинитивные женские, *7* — гаметофит с зародышем спорофита, *8* — проросток спорофита. Масштабная линейка — 1 см.

развитой подстилке из опавших листьев листопадных кустарников и на упавших стволиках *Duschekia fruticosa*. Поселения гаметофитов имеют сложную лабильную возрастную и половую структуру, что обусловлено разновременным прорастанием спор, аллелопатическими взаимодействиями и разной скоростью развития гаметофитов. Расположение гаметофитов неравномерное, вокруг крупных женских гаметофитов находятся имматурные, виргинильные или дефинитивные мужские (рис. 1). Часть особей в гемипопуляциях гаметофитов представляет собой гаметофит с зародышем спорофита или проросток спорофита.

На рис. 2, *А*, *1* приведены динамика половозрастного состава гемипопуляции гаметофитов и первые стадии развития локуса гемипопуляции спорофитов на окоренном слабо разрушенном упавшем стволе пихты в березово-осиново-пихтовом лесу (ценопопуляция 1). В начале наблюдений (сентябрь, 1992 г.) в гемипопуляции гаметофитов преобладали дефинитивные женские гаметофиты и проростки спорофита. После перезимовки в начале вегетационного сезона 1993 г. гемипопуляция была представлена дефинитивными женскими, обоеполыми и старыми гаметофитами с преобладанием женских, что свидетельствует о большей их устойчивости и продолжительности жизни; увеличивается участие проростков спорофитов. В августе 1993 г. в спектре были представлены все группы гаметофитов, начиная с имматурных (за исключением старых), преобладали по-прежнему дефинитивные женские гаметофиты, проростки спорофитов отсутствовали в связи с переходом их в ювенильное возрастное состояние. Появление гаметофитов начальных стадий развития связано со второй волной прорастания спор, которое произошло благодаря имевшимся небольшим свободным участкам.

Постепенно на местах поселений гаметофитов на валеже образуются локусы гемипопуляции спорофитов (далее — валежные локусы). По мере разрушения валежа, которое усиливается под воздействием поселившихся растений, происходит рост и развитие спорофитов, изменяется возрастной состав валежных локусов, после полного разрушения валежа входящих в состав травяного покрова фитоценоза и образующих популяционные локусы на почве (далее — напочвенные локусы). Возрастной состав напочвенных локусов зависит от скорости разрушения валежа, неодинаковой в разных ценозах. Чем быстрее происходит деструкция опада, тем на более ранних стадиях развития молодые спорофиты из валежных локусов входят в состав напочвенных локусов.

Скорость разложения и минерализация опада увеличивается от верхней границы леса к нижней. Наибольшая скорость деструкции растительного опада наблюдается в ценозах черневой тайги, что связано с исключительно высокой и почти не снижающейся во все сезоны года активностью подстилочной и почвенной мезофауны и микроорганизмов, чему способствует отсутствие почти во все годы промерзания почвы зимой (Зыков, 1962; Трофимов, 1975). Из изученных нами ценопопуляций наиболее быстро валежные локусы входят в состав наземных в березово-осиново-пихтовом черневом лесу (ценопопуляция 1): на слабо разрушенном валеже преобладают проростки и ювенильные спорофиты первых стадий развития (j_1 и j_2); на средне разрушенном валеже — спорофиты группы j_3, появляются имматурные спорофиты; на сильно разрушенном, почти сравнявшемся с почвой валеже примерно равное участие принимают ювенильные (j_2 и j_3) и имматурные спорофиты, появляются виргинильные (рис. 2, *А*, *2—4*). В пихтовом разнотравно-папоротниковом лесу (ценопопуляция 4), где скорость распада органических остатков существенно ниже, уже на слабо разрушенном валеже присутствуют наряду с ювенильными имматурные и виргинильные спорофиты, а на средне разрушенном наряду с преобладающими имматурными спорофитами присутствуют виргинильные и молодые спороносящие (рис. 2, *Г*).

Основу напочвенных локусов гемипопуляции спорофитов в большинстве изученных ценопопуляций составляют взрослые спорофиты — от виргинильных до средневозрастных спороносящих (рис. 2, *А—Д*, *5*). Это определяется как вегетативным размножением спорофитов, при котором большинство рамет начинает самостоятельное существование в виргинильном возрастном состоянии, так и притоком особей спорового происхождения после разрушения валежа, т. е. возрастная структура напочвенных локусов зависит как от интенсивности образования боковых побегов и их обособления, так и от скорости разрушения валежа. Наиболее раннее вхождение локусов с валежа в состав напочвенных, отмеченное в ценопопуляции *D. expansa* в березово-осиново-пихтовом черневом лесу, обусловливает высокое содержание в возрастном спектре напочвенного локуса пререпродуктивных спорофитов.

Для суммарных возрастных спектров гемипопуляций спорофитов (рис. 2, *А—Д*, *6*) во всех исследованных ценопопуляциях характерны высокое содержание пререпродуктивных и репродуктивных спорофитов и низкое — пострепродуктивных. При этом в ценопопуляциях 1—3, произрастающих в лесах черневого и горно-таежного поясов западного макросклона Кузнецкого Алатау, преобладают пререпродуктивные спорофиты, составляющие соответственно 51, 72 и 64 %, а в пихтовом лесу горно-таежного пояса и в подгольцовом поясе восточного макросклона (ценопопуляции 4, 5) — репродуктивные особи (53 и 51 % соответственно). Абсолютный максимум в первых трех ценопопуляциях приходится на ювенильные особи (рис. 2, *А—В*). Это объясняется сильной естественной захламленностью ценозов, что обеспечивает большое количество благоприятных мест для развития гемипопуляций гаметофитов, и меньшей эффективностью вегетативного размножения: хотя придаточные почки имеются у 85—100 % репродуктивных особей (в среднем по 8.5 ± 0.8—13.5 ± 2.2 почки на 1 особь), боковые побеги развиваются только у 8—31 % (в среднем по 0.2 ± 0.1—3.2 ± 0.5 побега на 1 особь). В этих ценопопуляциях значительную роль в обеспечении непрерывности существования вида в ценозах играют гемипопуляции гаметофитов и валежные локусы гемипопуляции спорофитов. В ценопопуляциях 4, 5 абсолютный максимум в возрастных спектрах приходится на одну из групп спороносящих спорофитов (рис. 2, *Г*, *Д*). Но, несмотря на преобладание спороносящих спорофитов и, следовательно, на высокую споровую продуктивность, гемипопуляции гаметофитов в этих ценопопуляциях развиваются редко в связи с малым

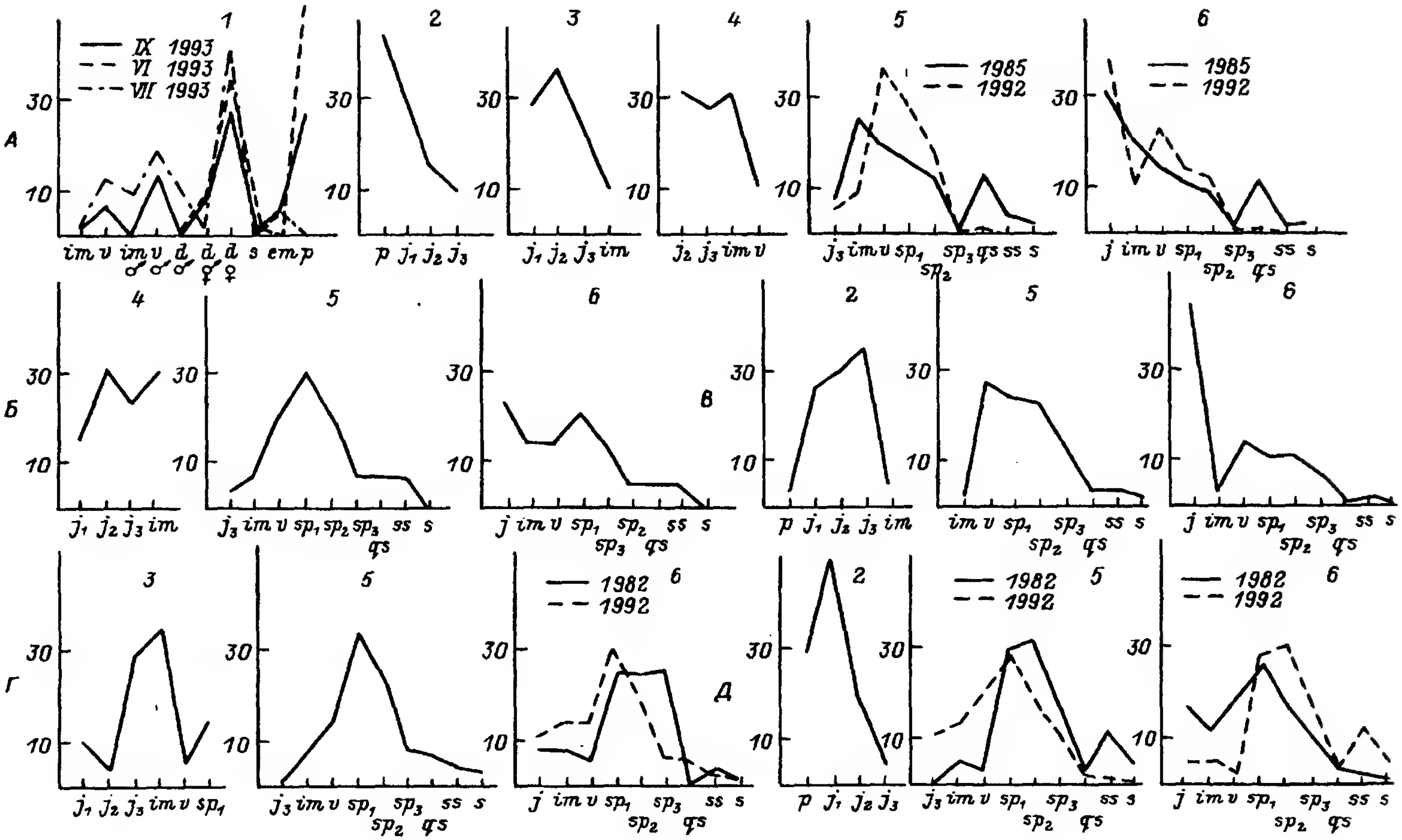

А
Б
В
Г
Д
1
2
3
4
5
6
— IX 1993
-- VI 1993
-·- VII 1993
— 1985
-- 1992
— 1982
-- 1992
30
10
im v im v d d d s em p
♂ ♂ ♂ ♀ ♀
p j1 j2 j3
j1 j2 j3 im
j2 j3 im v
j3 im v sp1 sp2 sp3 qs ss s
j im v sp1 sp2 sp3 qs ss s

Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Dryopteris expansa* и их динамика в разных эколого-ценотических условиях.

Ценозы: *А* — березово-осиново-пихтовый черневой лес, *Б* — пихтово-кедровый лес, *В* — пихтовый черничнo-папоротниковый лес, *Г* — пихтовый разнотравно-папоротниковый лес, *Д* — подгольцовое кустарниковое редколесье. *1* — гемипопуляция гаметофитов; *2—5* — локусы гемипопуляции спорофитов: 2 — на слабо разрушенном валеже, *3* — на средне разрушенном валеже, *4* — на сильно разрушенном валеже, *5* — на почве; *6* — гемипопуляция спорофитов в целом. По осям абсцисс — возрастные состояния; по осям ординат — количество особей, %.

количеством благоприятных микроместообитаний. Для спорофитов в этих ценопопуляциях характерна большая эффективность вегетативного размножения: придаточные почки имеются у 88—97 % спороносящих спорофитов (в среднем по 5.9 ± 0.6—25.9 ± 3.9 почки на 1 особь), боковые побеги развиваются у 50—70 % (в среднем по 2.4 ± 0.4—4.2 ± 0.6 побегов на 1 особь). Непрерывное существование вида обеспечивается в этих ценозах главным образом за счет вегетативного самоподдержания.

При повторных исследованиях, проведенных в ценопопуляциях 1, 4, 5 через 7—10 лет, выявлено, что характер возрастных спектров гемипопуляций спорофитов в целом сохраняется, незначительно изменяется участие возрастных групп, что связано с переходом особей из одной возрастной группы в другую (рис. 2, *А*, *Г*, *Д*).

Незначительное присутствие в ценопопуляциях субсенильных и сенильных спорофитов свидетельствует о том, что большинство особей способны спороносить до глубокой старости, после чего они отмирают. Во всех изученных ценопопуляциях в большем или меньшем количестве представлены квазисенильные особи, занимающие неблагоприятные микроместообитания (приствольные повышения у стволов пихт, очень затененные участки). В отдельные годы их участие в возрастных спектрах довольно значительное (рис. 2, *А*, *5*, *6*).

В ценопопуляции 1 основное количество (около 90 % особей от числа исследованных) составляют спорофиты в возрасте до 20 лет, в ценопопуляциях 2 и 3 — до 30 лет, в ценопопуляциях 4 и 5 — до 50 лет (рис. 3). Спорофиты старше 60 лет встречены в ценопопуляциях 1, 3—5, причем наибольшее их число отмечено в

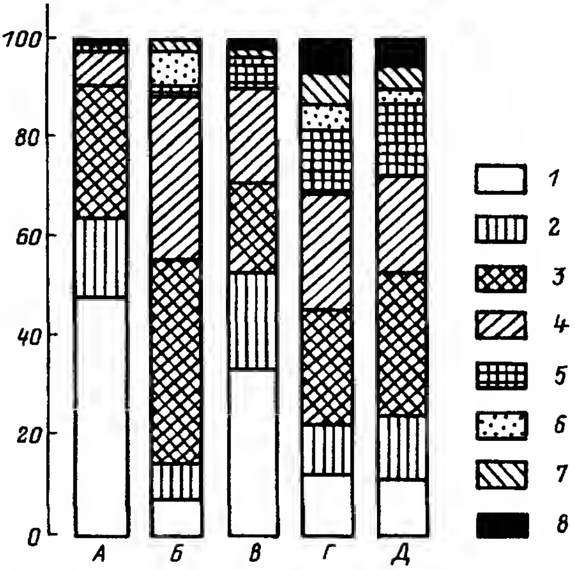


Рис. 3. Распределение спорофитов *Dryopteris expansa* по классам условного возраста в разных эколого-ценотических условиях.

Классы условного возраста, лет: *1* — 0—5; *2* — 6—10; *3* — 11—20; *4* — 21—30; *5* — 31—40; *6* — 41—50; *7* — 51—60; *8* — старше 60. *А—Д* — то же, что и на рис. 2. По оси ординат — количество спорофитов, %.

Условный возраст ($M + m_M$) спорофитов *Dryopteris expansa* в разных эколого-ценотических условиях, лет

Индекс возрастного состояния спорофита	Березово-осиново-пихтовый лес	Пихтово-кедровый лес	Пихтовый чернично-папоротниковый лес	Пихтовый разнотравно-папоротниковый лес	Подгольцовое кустарниковое редколесье
j	5.0 ± 1.1	2.7 ± 0.4	7.8 ± 0.6	6.1 ± 0.9	3.4 ± 0.4
im	15.1 ± 0.9	7.8 ± 0.8	8.7 ± 1.3	9.6 ± 1.1	9.2 ± 1.3
v	17.4 ± 1.1	10.3 ± 0.9	15.0 ± 2.7	11.8 ± 1.7	13.5 ± 1.7
sp_1	24.0 ± 2.9	11.4 ± 0.7	16.0 ± 1.9	17.8 ± 1.1	16.9 ± 1.1
sp_2	23.7 ± 3.2	16.8 ± 0.7	26.0 ± 1.3	31.2 ± 1.4	27.7 ± 1.7
sp_3	—	—	31.1 ± 3.7	52.9 ± 5.7	38.5 ± 3.1

Примечание. Прочерк означает отсутствие статистически достоверных данных.

ценопопуляциях 4 и 5. Преобладание молодых спорофитов в возрасте до 10 лет характерно для ценопопуляций 1 и 3, в возрастных спектрах которых максимально представлены пререпродуктивные спорофиты. В ценопопуляциях 4 и 5, в возрастных спектрах которых преобладают репродуктивные особи, бóльшая часть — спорофиты в возрасте от 11 до 40 лет.

Наиболее благоприятные условия для произрастания *Dryopteris expansa* создаются в среднегорных среднесомкнутых пихтовых лесах (ценопопуляции 3, 4). Спорофиты в этих ценозах развиваются нормальными темпами, репродуктивной зрелости достигают в среднем в 15—18 лет и спороносят до 30—53 лет (см. таблицу), доминируют в травяном покрове ценозов и хорошо размножаются вегетативно. Благоприятные условия для развития ценопопуляций *D. expansa* создаются в исследованном подгольцовом ценозе, в котором спорофиты характеризуются теми же возрастными показателями, интенсивным вегетативным размножением и высоким обилием в травяном покрове. Менее благоприятные условия для произрастания спорофитов складываются в высокосомкнутом пихтово-кедровом лесу, где наблюдается замедленное их развитие, особенно в пререпродуктивном периоде, и в черневом лесу, где спорофиты развиваются убыстренными темпами; особи в разных возрастных состояниях незначительно различаются по среднему возрасту; обилие вида в ценозах невелико.

Заключение

Основными чертами пространственной организации ценопопуляций *Dryopteris expansa* в коренных ценозах Кузнецкого Алатау являются обособленность поселений гаметофитов и спорофитов, выделение молодых и преимущественно взрослых локусов в поселениях спорофитов. Устойчивое и непрерывное существование вида в ценозе обеспечивается взаимозависимым сосуществованием поселений гаметофитов и спорофитов, большой продолжительностью жизни спорофитов и способностью поселений последних к вегетативному самоподдержанию.

Наилучшие условия для развития гаметофитов создаются в черневом лесу вследствие его высокой естественной захламленности, для развития спорофитов — в среднегорных среднесомкнутых пихтовых лесах и в подгольцовом кустарниковом редколесье.

Возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris expansa* зависит от возможности развития гемипопуляций гаметофитов и способности спорофитов к вегетативному размножению. Пререпродуктивные спорофиты преобладают в ценозах, имеющих благоприятные микроместообитания для развития гемипопуляций гаметофитов; преобладание спороносящих особей наблюдается в ценозах, где самоподдержание осуществляется преимущественно вегетативным путем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова В. И. Структура популяций *Empetrum nigrum* s. str. в борах северной тайги // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1254—1265.

Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 15. Вып. 2. С. 41—49.

Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 643—652.

Зыков Н. В. О роли снежного покрова в развитии растительности // Снежный покров, его распространение и роль в народном хозяйстве. М., 1962. С. 133—137.

Карнишина Л. М. Особенности развития и морфологии гаметофитов и юных спорофитов представителей рода *Dryopteris* Adans. s. l. (на примере видов Московской области) // Природные процессы и ресурсы Подмосковья. М., 1975. С. 132—141.

Котухов Ю. А. Вегетативное размножение двух видов щитовника // Бюл. ГБС. 1966. Вып. 63. С. 95—100.

Лащинский Н. Н., Шорина Н. И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. Вып. 2. № 13. С. 35—44.

Науялис И. И. Некоторые черты экологии проростков и ювенильных растений *Athyrium filix-femina* и *Dryopteris filix-mas* в хвойно-широколиственных лесах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 4. С. 55—65.

Науялис И. И. Факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе // Бот. журн. 1989а. Т. 74. № 6. С. 844—852.

Науялис И. И. Организация популяции гаметофитов папоротников // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 7. С. 994—1003.

Науялис И. И., Филин В. Р. Шитовник мужской // Биологическая флора Московской области. М., 1983. С. 3—25.

Погорелова Т. Д., Работнов Т. А. Опыт определения возраста спорофита *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 4. С. 601—604.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Серая Г. П., Комов С. В., Мыльников Н. М., Безнадежная Н. Л. Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофита некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1980. С. 91—101.

Серая Г. П., Комов С. В., Безнадежная Н. Л., Мыльников Н. М. Сравнительный анализ структуры ценопопуляций крупнокорневищных папоротников Висимского заповедника // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск, 1985. С. 49—57.

Трофимов С. С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск, 1975. 300 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Храпко О. В. Особенности морфологии и развития подземных органов некоторых папоротников Приморского края // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 861—866.

Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений. (Очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Шорина Н. И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М., 1991а. С.180—198.

Шорина Н. И. Строение ценопопуляций равноспоровых папоротников в связи с динамикой растительных сообществ // Биол. науки. 1991б. № 8. С. 78—91.

Томский государственный университет

Получено 28 VI 1994

SUMMARY

In the native phytocoenoses of the Kuznetsk Alatau the fern *Dryopteris expansa* has the life cycle with the alternation of the gametophyte and sporophyte generations. Every generation has its own ontogenesy which can proceeds in different ways. The main feature of the *Dryopteris expansa* coenopopulation organization is an isolation of the gametophyte and sporophyte settlements and

getting out of the young windfallen and adult upgrowth localities. The main condition of the gametophyte settlements development is presence of rotten wood free of mosses and other plants. The age composition of the *Dryopteris expansa* coenopopulations depends on the possibility of the gametophyte settlement development and the sporophyte ability to vegetative reproduction. The steady and continuous existence of this species within the phytocoenosis is ensured by interdependent coexistence of the gametophyte and sporophyte settlements, the considerable life duration of the sporophytes and their ability to vegetative reproduction.

УДК 581.132 + 581.55

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© П. В. Новороцкий

РАДИАЦИОННЫЙ РЕЖИМ ПОЙМЕННЫХ ВЕЙНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ НИЖНЕГО АМУРА

P. V. NOVOROTSKIJ. RADIATION REGIME IN THE FLOOD PLAIN CALAMAGROSTIS COMMUNITIES OF THE LOWER AMUR RIVER

Приведены результаты экспериментального исследования характеристик радиационного режима вейниковых (*Calamagrostis langsdorffii*) сообществ в поймах Приамурья в период активной вегетации. Получены аналитические функции ослабления радиационных потоков внутри растительного покрова в зависимости от эффективной площади листьев и стеблей. Показаны особенности изменения характеристик радиационного режима в зависимости от высоты солнца и структуры травостоя.

Первичным источником всех биофизических и физиологических процессов в растительном покрове является солнечная радиация. Она влияет на фитоклиматические, структурно-функциональные особенности ценозов, их продуктивность. Часть солнечной энергии — фотосинтетически активная радиация (ФАР), от величины ее видимого диапазона зависит интенсивность фотосинтеза; другая часть вместе с инфракрасной радиацией участвует в формировании водно-теплового режима растительного покрова.

Исследования фитоклимата травостоев проводятся в основном в посевах сельскохозяйственных культур, в агроценозах. Естественные травостои к настоящему времени еще недостаточно изучены. Формирование естественных травостоев происходит в условиях благоприятного для них соотношения тепла и влаги. В результате многовекового приспособления к условиям среды они превратились в оптимальные адаптивные структуры, достаточно эффективно использующие солнечную радиацию, атмосферную и почвенную влагу. Изучение естественных травостоев позволяет обосновать теоретические модели оптимальной (максимально эффективной и устойчивой) экосистемы (что особенно важно при выборе наиболее рациональных путей повышения эффективности сельскохозяйственного производства). В Приамурье широко распространены естественные луговые сообщества, одним из основных ценообразующих видов которых является вейник Лангсдорфа *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. Наиболее обилен вейник в поймах рек, на заливных лугах, островах, где периодическое затопление в сочетании с приносимыми аллювием питательными веществами создают благоприятные условия для его развития. Вейниковые луга широко используются как сенокосные угодья и пастбища (Саверкин, 1938).

Цель данной работы — всестороннее эколого-географическое исследование вейника Лангсдорфа, в частности изучение его радиационного режима, недостаточно исследованного в районах Приамурья.

Задача работы — попытаться на основании измеренных над растительным покровом потоков солнечной радиации оценить их распределение внутри сообщества в зависимости от архитектоники.

Материал и методика

Calamagrostis langsdorffii имеет широкую экологическую амплитуду, травостои его в районе изучения достигают 2 м выс., довольно густые. Почвы здесь, как правило, луговые, оглеенные, иловато-суглинистые. Объектом исследования были выбраны вейниковые сообщества на о-ве Славянском в районе Нижнего Амура, в которых проводились комплексные исследования Института водных и экологических проблем ДВО РАН (ИВЭП) по оценке продуктивности растительного покрова. Подробное описание района работ приведено в монографии М. Х. Ахтямова с соавт. (1988).

Измерения потоков рассеянной, суммарной, отраженной радиации и радиационного баланса от поверхности почвы до верхней границы вейника на разных уровнях травостоя через 10 см выполняли через 1—2 ч в светлое время суток. При этом применяли стандартные актинометрические приборы.

Измерения радиационного баланса на разных уровнях внутри травостоя производили стандартными термоэлектрическими балансомерами типа М-10М. Для исключения влияния ветра на принимающую поверхность прибора применяли балансомеры с полиэтиленовой защитой. Для определения потоков рассеянной и прямой радиации в вейнике использовали также линейку конструкции Лопухина (Росс, 1975). Термоэлектрический пиранометр и балансомер укрепляли на специальной переносной рейке, которую при наблюдениях перемещали внутри травостоя на фиксированных уровнях. На каждом уровне рейку вручную передвигали на 1—2 м внутри травостоя в горизонтальном направлении для получения набора статистических параметров ослабления потоков радиации.

Радиационный режим в травостое зависит от высоты и густоты растительного покрова, распределения по высоте элементов растений (листьев и стеблей) в единице объема (Росс, 1975). Основной оптической характеристикой ценоза служит относительная площадь листьев — отношение односторонней площади листа к единице площади насаждения. Так как проникновение солнечной радиации зависит от продольного сечения стеблей, колосьев и других репродуктивных органов растений, к этой величине добавляют поверхность нелистовой части растений — стеблей. Для определения геометрической структуры травостоя был использован метод послойного срезания растений Монси—Саэки (Росс, 1975). Эта работа выполнена совместно с А. В. Поповым. Растения срезали на площадках 0.5 × 0.5 м в трехкратной повторности, затем разрезали на слои через 10 см. В каждом слое измеряли геометрические характеристики листьев и стеблей, необходимые для определения их площади.

Таким образом, были получены данные о вертикальном распределении листьев и стеблей вейника Лангсдорфа в период созревания семян, когда наблюдается максимальный прирост биомассы надземной части растений.

Результаты и их обсуждение

В эту фазу вегетации максимальная высота растений составляла 110—120 см (рис. 1). Распределение высоты растений вейника примерно равновероятно по всем слоям, отмечаются два небольших максимума высоты — 30—40 и 80—90 см. Максимальная величина листового индекса отмечена для высоты 70—90 см, а стеблевого индекса — для слоя от поверхности земли до 30 см. На рис. 2 показана так называемая эффективная поверхность фитомассы растений на единице площади растительности, при этом учитывали только площадь одной из сторон листа и площадь поперечного сечения стеблей. Максимум площади поверхности растений приходится на верхнюю треть растений (слой 60—90 см). Общая суммарная поверхность растений составила 3.5 $м^2/м^2$. Это довольно высокое значение (например, при высоком уровне агротехники эффективная площадь растений озимой ржи и пшеницы в условиях Эстонии и Ленинградской обл. достигает 4—5 $м^2/м^2$, при большей густоте посевов — 7, а у кукурузы — даже более 8 $м^2/м^2$ (Ефимова, 1977)).

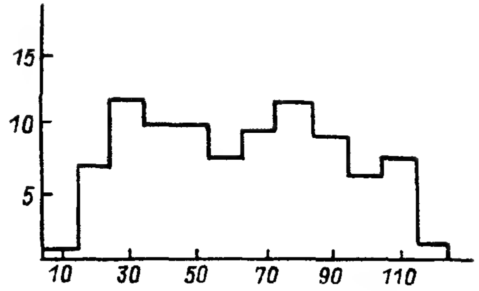


Рис. 1. Гистограмма распределения высоты стеблей *Calamagrostis langsdorffii* (фаза созревания).

По оси абсцисс — высота, см: по оси ординат — доля стеблей, %.

В период наблюдений (первая и вторая декады июля) отмечалась в основном малооблачная погода при диске солнца 0^2 и 0^1. Так как растительный покров на экспериментальной площадке в горизонтальном направлении распределен относительно равномерно, рассмотрим лишь вертикальное изменение радиационного режима внутри него.

Суммарная радиация. Основными факторами, влияющими на изменение потоков радиации внутри растительности, кроме геометрической структуры и оптических свойств самого травостоя, являются высота солнца, от которой зависит путь прохождения солнечных лучей сквозь толщу растений, а также степень покрытия неба облачностью. Так как в период наблюдения (июль, 1986 г.) в основном отмечалась малооблачная погода, влияние облачности на радиационное поле внутри травостоя можно было не учитывать.

Биометрические особенности фитоэлементов вейника Лангсдорфа благоприятствуют пропусканию солнечной энергии во все ярусы травостоя. Удлиненная форма листьев и их вертикальная направленность дают возможность вейнику наиболее эффективно использовать лучистую энергию для процессов фотосинтеза (Морозов, Белая, 1988).

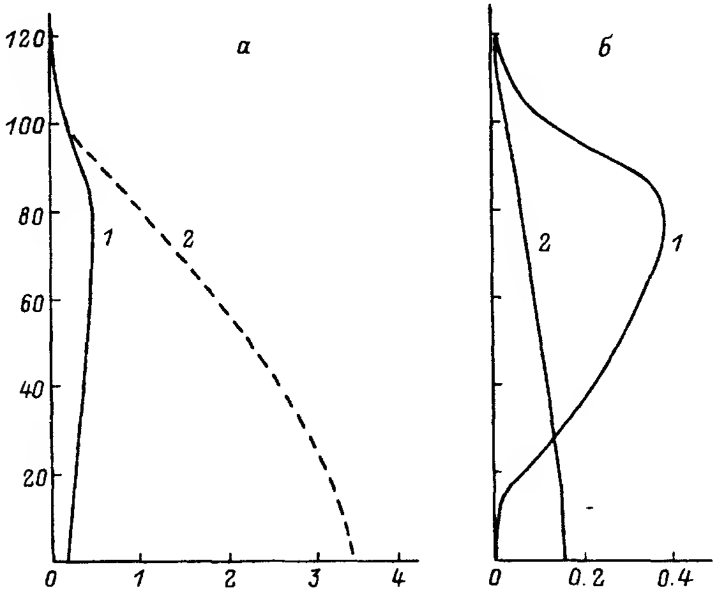


Рис. 2. Вертикальное распределенне общей площади поверхности растений вейника.

а — суммарная поверхность фитоэлементов (*1*) и суммарная площадь поверхности растений от верхней границы растений к почве (*2*); *б* — поверхность листьев (*1*) и стеблей (*2*). По осям абсцисс — эффективная поверхность растений, $м^2/м^2$; по осям ординат — высота растений, см.

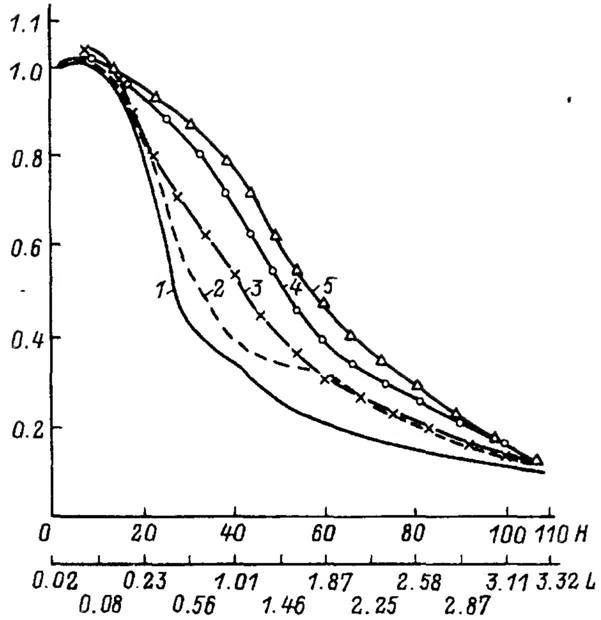


Рис. 3. Относительные вертикальные профили нисходящих потоков радиации в сообществе вейника Лангсдорфа в зависимости от высоты солнца.

Высота солнца: 1 — 10—30; 2 — 30—40; 3 — 40—50; 4 — 50—60; 5 — >60°. По осям абсцисс: *H* — высота от верхней границы растений, см; *L* — суммарная площадь поверхности растений от верхней границы растений, м^2/м^2; по оси ординат — суммарная радиация, $Q(L)$ Q_0.

Потоки прямой и рассеянной радиации, входящие в суммарную солнечную радиацию, по-разному ослабляются в растительном покрове. В связи с этим поле суммарной радиации внутри растений будет зависеть от соотношения потоков прямой и рассеянной радиации. При малооблачной погоде и высотах солнца выше 20° доля рассеянной радиации в суммарной составляет не более 10—15 %, поэтому ослабление суммарной радиации внутри растений будет в основном определяться потоками прямой радиации.

Наблюдения, проведенные в сообществах вейника Лангсдорфа в первой и во второй декадах июля, позволили получить различные осредненные функции ослабления для потоков суммарной радиации внутри растительности при различных высотах солнца (рис. 3). При анализе материалов наблюдений выявлено, что при высоте солнца менее 30° изменение его высоты оказывает незначительное влияние на величины потоков радиации внутри травостоя. При высоте солнца более 30—40° изменение его высоты на 10—15° меняет на 10—20 % величину радиации, проникающей сквозь толщу травостоя на высоту 50 см над поверхностью почвы. На высоте 10 см от поверхности почвы изменение высоты солнца почти не сказывается на величине радиации, проникшей внутрь травостоя.

Из результатов экспериментов следует, что внутри травостоя происходит экспоненциальное уменьшение потоков радиации в соответствии с равномерным увеличением общей поверхности растений. Наибольшее ослабление потоков радиации происходит в верхней трети растений — до 40—50 % от поступающей к верхней границе растений. К поверхности почвы проникает около 10—15 % суммарной радиации, поступающей к верхней части растений.

Для описания ослабления суммарной радиации в вейниковой экосистеме при различных высотах солнца можно использовать формулу Буге (Росс, 1975)

$$Q(L) = aQ_0 \exp(-kL), \qquad (1)$$

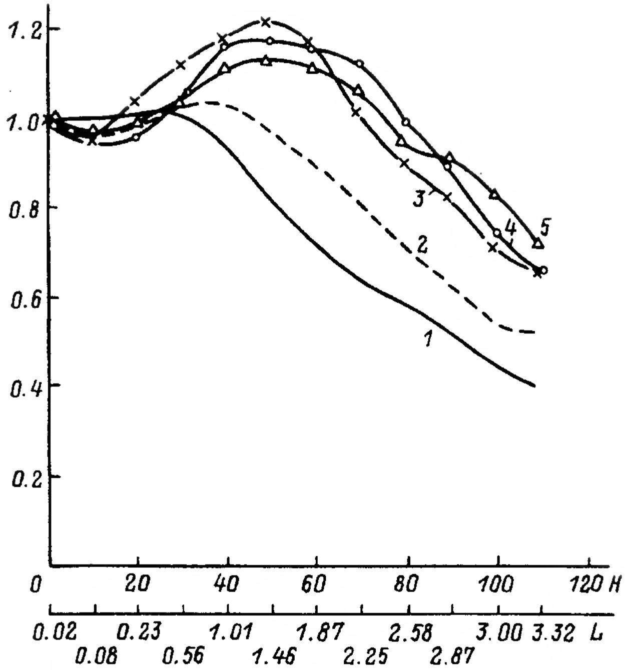


Рис. 4. Относительные вертикальные профили рассеянной радиации в сообществе вейника Лангсдорфа в зависимости от высоты солнца.

По оси ординат — рассеянная радиация, $D(L)\ D_0$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

где a и k — коэффициенты, зависящие от высоты солнца h_0, L — относительная поверхностная площадь растений. Эта формула в наших условиях может быть использована при $L > 0.05$ м²/м².

Аппроксимация методом наименьших квадратов позволила получить следующие формулы для нисходящих потоков суммарной радиации:

$$Q(L)/Q_0 = 0.825 \exp(-0.639L) \text{ при } 10 < h_0 \leqslant 30°,$$
$$Q(L)/Q_0 = 0.850 \exp(-0.573L) \text{ при } 30 < h_0 \leqslant 40°,$$
$$Q(L)/Q_0 = 1.030 \exp(-0.590L) \text{ при } 40 < h_0 \leqslant 50°,$$
$$Q(L)/Q_0 = 1.090 \exp(-0.560L) \text{ при } 50 < h_0 \leqslant 60°,$$
$$Q(L)/Q_0 = 1.18 \exp(-0.576L) \text{ при } h_0 > 60°.$$

С помощью этих формул можно при наличии данных по потокам суммарной радиации над растительным покровом рассчитать величины суммарной радиации внутри растительного покрова в зависимости от общей эффективной площади растений. Зная коэффициенты перехода от суммарной радиации к фотосинтетически активной радиации (ФАР), можно рассчитать потоки ФАР внутри растительности. С достаточной для практического использования точностью потоки ФАР рассчитываются по данным наблюдений за прямой (S) и рассеянной (D) радиацией по формуле (Росс, 1975)

$$Q_{\text{ФАР}} = 0.43\, S + 0.57\, D. \qquad (2)$$

Это довольно универсальная формула, она действительна для многих районов России, в том числе, согласно исследованиям Н. В. Зукерт (1978), для районов Приморского края. В приближенных расчетах ФАР можно считать равной 0.52 от величины суммарной радиации (Росс, 1975).

Рассеянная радиация. В условиях малой облачности доля рассеянной радиации неба, пропущенной растительностью, небольшая. Однако, когда солнце находится за облаками, роль рассеянной радиации становится определяющей.

Экспериментальные материалы позволили получить величины изменения потоков рассеянной радиации внутри вейника при различных высотах солнца h_0 (рис. 4). При анализе графика выявлено, что в верхней части растительного покрова поток рассеянной радиации увеличивается по сравнению с величиной рассеянной радиации над растительностью. Дополнительным источником рассеянной радиации внутри растительности служит многократное рассеяние потоков прямой радиации фитоэлементами. При высотах солнца менее 40° максимум рассеянной радиации находится на глубине 20—30 см от верхней границы растительности. С увеличением высоты солнца максимум рассеянной радиации D перемещается в более глубокие слои травостоя — 40—50 см — и достигает 115—120 % от величины рассеянной радиации, в целом приходящей к растительности. Ослабление потоков рассеянной радиации в растительном покрове существенно меньше по сравнению с ослаблением суммарной радиации. К нижней части растений поступает (в зависимости от высоты солнца) от 40 до 80 % рассеянной радиации, поступающей к верхней границе растительного покрова. Это связано с формированием дополнительного потока рассеянной радиации внутри растительного покрова вследствие рассеяния радиации на фитоэлементах.

Альбедо. Отраженные радиационные потоки. Одной из наиболее существенных оптических характеристик растительности, позволяющей оценить величину радиационных потоков, поглощенных растительностью и почвой, является альбедо. В большинстве случаев альбедо растительного покрова меньше коэффициента отражения у листьев. Это обусловлено взаимным затенением и дополнительным поглощением из-за многократного рассеяния радиации внутри травостоя.

На рис. 5 приведены экспериментальные данные об альбедо вейниковой экосистемы при разных фазах вегетации на площадке, где сохранилась прошлогодняя растительность (ветошь). В случае негустого травостоя альбедо системы растительность—почва формируется за счет отражения от растительности и от почвы. Влияние почвы тем больше, чем меньше толщина (высота) травостоя и чем больше альбедо самой почвы.

Альбедо системы растительность—почва сильно зависит от высоты солнца, слабо — от фазы вегетации растений (рис. 5). При небольших высотах солнца ($h_0 <$ 30°) оно в 1.2—1.3 раза больше, чем при высотах солнца $h_0 >$ 60°. Таким образом, при больших высотах солнца, когда отмечается максимум в поступлении солнечной радиации, происходит и наибольшее поглощение радиационных потоков растительностью. В зависимости от фазы вегетации (от фазы кущения до фазы созревания семян) альбедо системы почва—растения изменяется несущественно. Можно отметить лишь несколько меньшие величины альбедо в период кущения, когда нет сплошного сомкнутого покрова. Небольшое влияние сомкнутости травостоя на отражение радиации связано с тем, что величины альбедо почвы, покрытой ветошью, и растений различаются несущественно (в пределах 2—3 %).

На основной экспериментальной площадке в фазу созревания семян выполнена серия наблюдений и получены данные от отраженных потоках радиации внутри травостоя. Обобщенные данные позволяют сделать вывод, что альбедо внутри травостоя при высотах солнца больше 50° изменяется в пределах от 18 до 28 %. Минимальные значения отмечаются на глубине 30—40 см от верхней границы растений, максимальные — у поверхности почвы (рис. 6).

В этот период вегетации растительный покров сплошной и сомкнутый, альбедо системы почва—растения зависит только об отражательной способности растений. По отношению к отраженному потоку радиации на верхней границе растений были рассчитаны величины отраженных радиационных потоков внутри травостоя. Экспериментально выделены в зависимости от высоты солнца 4 вида кривых ослабления потоков отраженной радиации внутри растительного покрова (рис. 7). Наибольшая

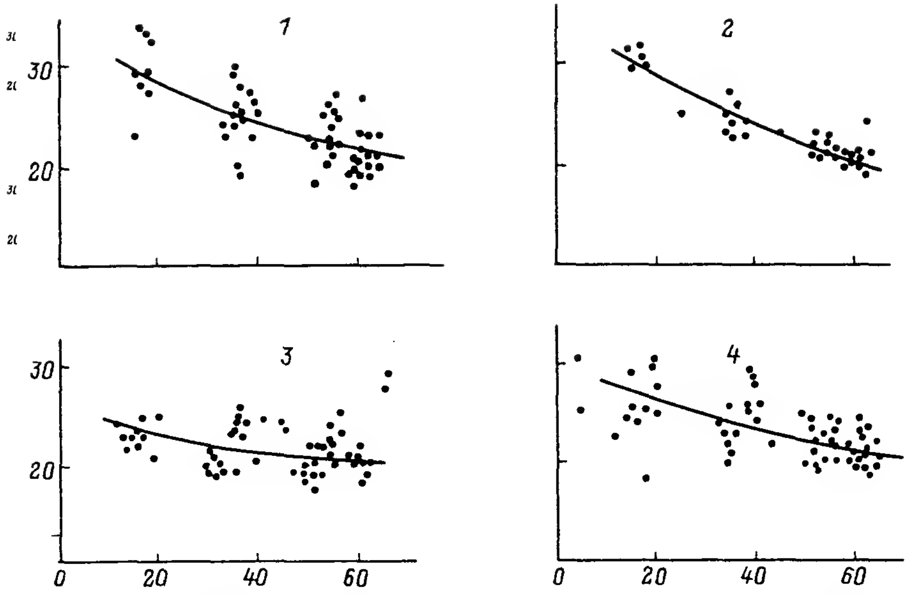


Рис. 5. Альбедо вейника Лангсдорфа в зависимости от высоты солнца в разные фазы вегетации.

Фазы вегетации: *1* — цветения, *2* — созревания семян, *3* — кущения, *4* — колошения. По осям абсцисс — высота солнца, h_0; по осям ординат — альбедо, %.

скорость убывания отраженных потоков радиации характерна для небольших высот солнца (менее 30°). В средней части (по высоте) растительного покрова формируется отраженный поток в 2—3 раза выше, чем при высотах солнца 30°.

Отраженные потоки радиации внутри растительного покрова экспоненциально уменьшаются (по отношению к отраженной радиации от верхней части растений), а их зависимости от высоты солнца и эффективной площади растений могут быть выражены формулами типа (1).

При аппроксимации методом наименьших квадратов получены следующие обобщенные выражения для восходящих потоков суммарной радиации (R_k):

$$R_k\,(L)/R_{k0} = 0.654\ \exp\,(-0.563L) \text{ при } h_0 \leqslant 30°,$$
$$R_k\,(L)/R_{k0} = 0.853\ \exp\,(-0.560L) \text{ при } 30 < h_0 \leqslant 40°,$$
$$R_k\,(L)/R_{k0} = 0.950\ \exp\,(-0.480L) \text{ при } 40 < h_0 \leqslant 60°,$$
$$R_k\,(L)/R_{k0} = 1.10\ \exp\,(-0.470L) \text{ при } h_0 > 60°.$$

Эти формулы справедливы для $L > 0.05$ м²/м². Данные выражения совместно с выражениями для ослабления суммарной радиации дают возможность определить количество поглощенной радиации в зависимости от высоты солнца.

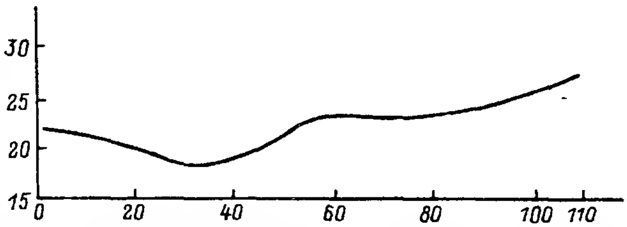


Рис. 6. Средний вертикальный профиль альбедо в сообществе вейника Лангсдорфа.

По оси абсцисс — высота от верхней границы растений, см; по оси ординат — альбедо, %.

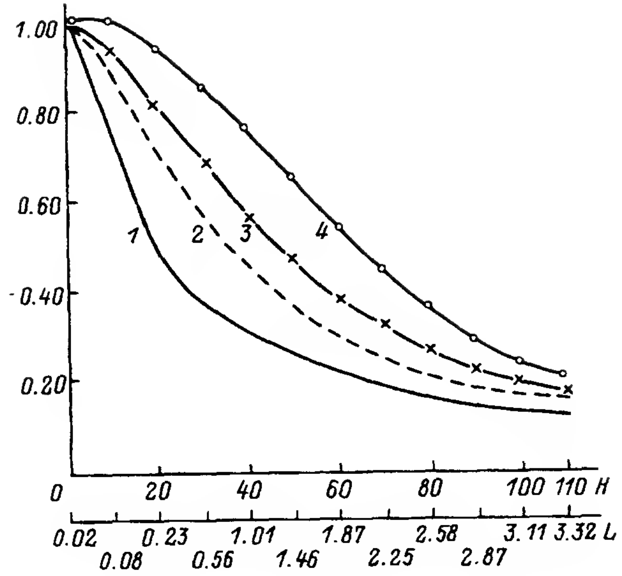


Рис. 7. Относительные вертикальные профили отраженной радиации в зависимости от высоты солнца.
Высота солнца: *1* — 0—30; *2* — 30—40; *3* — 40—60; *4* — >60°. По оси ординат — отраженная радиация, $R_k(L)/R_k$; по осям абсцисс — то же, что и на рис. 3.

Радиационный баланс. С изменением радиационного баланса внутри сообщества связаны процессы тепло- и влагообмена в растительной среде, которая в свою очередь оказывает непосредственное влияние на жизнедеятельность и продуктивность растений.

На рис. 8 приведены осредненные зависимости относительных величин радиаци-

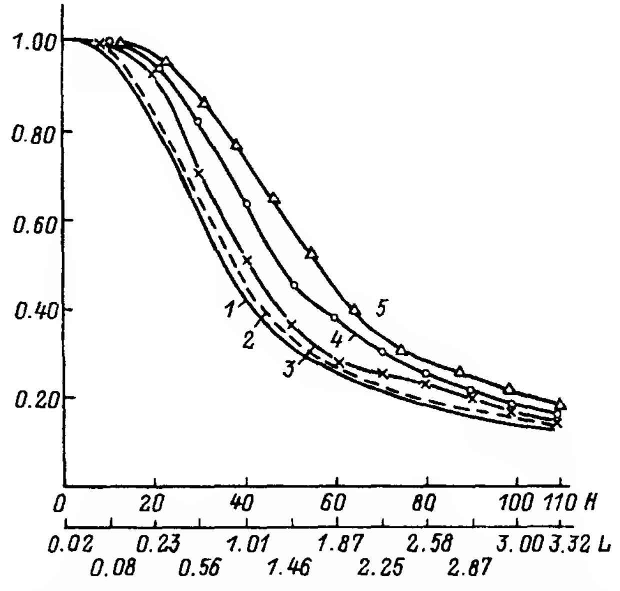


Рис. 8. Относительные вертикальные профили радиационного баланса в зависимости от высоты солнца.
По оси ординат — радиационный баланс, $B(L)/B_0$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

онного баланса $B(L)/B_0$ (отношения радиационного баланса на уровне Z к радиационному балансу на верхней границе растительного покрова) от эффективной площади растений L при различных высотах солнца. Кривые получены для малооблачных дней с 30 июня по 11 июля 1986 г. в период цветения вейника. Из рис. 8 видно, что в зависимости от высоты солнца происходит значительное изменение радиационного баланса внутри растительности. В верхнем 1.5-метровом слое растительности при высотах солнца меньше 50° (утренние часы до 9 ч и вечерние после 15 ч по среднему солнечному времени) радиационный баланс уменьшается почти в 3 раза. При высотах солнца больше 60° (полуденные часы) радиационный баланс уменьшается только на 40 %, а при высотах солнца от 50 до 60° — в 2 раза.

С глубины 70 см от верхней границы растений ослабление радиационного баланса несущественно зависит от высоты солнца. Величина радиационного баланса здесь уменьшается почти на порядок. Это связано с тем, что увеличивается оптическая толщина растений, оказывающая незначительное влияние на ослабление радиационных потоков в зависимости от высоты солнца.

Уменьшение радиационного баланса внутри травостоя можно аппроксимировать по формулам экспоненциального ослабления. Аппроксимация методом наименьших квадратов позволила получить следующие обобщенные выражения для величин радиационного баланса:

$$B(L)/B_0 = 0.906 \exp(-0.608L) \text{ при } h_0 \leqslant 30°,$$
$$B(L)/B_0 = 0.940 \exp(-0.613L) \text{ при } 30 < h_0 \leqslant 40°,$$
$$B(L)/B_0 = 0.967 \exp(-0.582L) \text{ при } 40 < h_0 \leqslant 50°,$$
$$B(L)/B_0 = 1.07 \exp(-0.569L) \text{ при } 50 < h_0 \leqslant 60°,$$
$$B(L)/B_0 = 1.13 \exp(-0.547L) \text{ при } h_0 > 60°.$$

Выводы

1. Основным фактором, влияющим на изменение потоков радиации внутри растительности (кроме геометрической структуры и оптических свойств самого травостоя), является высота солнца, определяющая путь прохождения солнечных лучей сквозь толщу растений.

2. При малооблачной погоде на уровне верхней части растений за счет многократного рассеяния радиации происходит увеличение рассеянной радиации на 10—20 % по сравнению с радиацией, поступающей к верхней границе растительности. Ослабление потоков рассеянной радиации значительно меньше по сравнению с ослаблением суммарной радиации. К поверхности почвы в зависимости от высоты солнца проникает от 40 до 80 % рассеянной радиации, поступающей к верхней части растений.

3. Альбедо растительного покрова в вейниковой экосистеме слабо (в пределах 2—3 %) изменяется в зависимости от фазы вегетации (от фазы кущения до фазы созревания семян). Альбедо на уровне верхних частей растений зависит от высоты солнца: при небольших высотах солнца (менее 30°) оно в 1.2—1.5 раза больше, чем при высотах солнца более 60°. При высотах солнца более 50° альбедо внутри травостоя изменяется в пределах от 18 до 28 % (минимальные значения отмечаются на глубине 30—40 см от верхней границы растений, максимальные — у поверхности почвы).

4. Для восходящих и нисходящих потоков суммарной радиации и радиационного баланса в зависимости от высоты солнца и эффективной площади растений для сообществ вейника Лангсдорфа получены аналитические экспоненциальные выражения, с помощью которых можно определять поле радиации внутри растительности при наличии данных о потоках радиации на верхней границе растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахтямов М. Х., Кремлев С. М., Ким Ен Гель. Пойменные луга Среднеамурской равнины (синтаксономия, динамика, экологическая физиология). Владивосток, 1988. 128 с.

Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л., 1977. 216 с.

Зукерт Н. В. Доля ФАР в интегральном потоке прямой солнечной радиации в Приморском крае // Исследование вторичных биогеоценозов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1978. С. 19—23.

Морозов В. Л., Белая Г. А. Экология дальневосточного крупнотравья. М., 1988. 255 с.

Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л., 1975. 342 с.

Саверкин А. П. Итоги изучения естественной кормовой базы лугов и пастбищ ДВК // Вестн. ДВФ АН СССР. Владивосток, 1938. № 30 (3). С. 55—108.

Институт водных и экологических
проблем ДВО РАН
Хабаровск

Получено 18 IV 1991

SUMMARY

The transfer of solar energy in the plant cover of flood plain *Calamagrostis* communities (*Calamagrostis langsdorffii* Trin.) (on the Slavjansk island, the basin of the Lower Amur river) is considered on the basis of experimental data obtained in the summer of 1986. The impact of geometric structure of plant cover on the formation of radiation regime inside the vegetation was estimated. The exponential low of the reduction in ascending and descending flows of total solar radiation and radiation balance depending on the sun altitude and phytomass area was revealed. The coefficients of reduction of these radiation flows were obtained and the characteristics of vegetation reflectivity in different vegetative phases were investigated.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.891

© **М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков**

TAMAMSCHJANELLA — НОВЫЙ РОД *UMBELLIFERAE*

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV. *TAMAMSCHJANELLA*, A NEW GENUS OF THE *UMBELLIFERAE*

При описании рода *Tamamschjania* (Пименов, Клюйков, 1981) в качестве типа был назван *Eleutherospermum lazicum*, но описание рода и его диагноз были основаны на признаках другого вида — *E. rubellum*, таксономически далекого от *E. lazicum*, как показывает изучение их типов. Поэтому *Tamamschjania* (quoad typum) оказывается синонимом *Eleutherospermum*, а род зонтичных с типом *E. rubellum* предложено обнародовать с названием *Tamamschjanella* Pimenov et Kljuykov.

Описывая в 1981 г. новый кавказско-переднеазиатский род *Tamamschjania*, мы (Пименов, Клюйков, 1981) следовали точке зрения Б. К. Шишкина (1950) относительно объема, признаков и синонимики вида *Eleutherospermum lazicum* Boiss. et Bal., принятого нами в качестве типа рода *Tamamschjania*. Суть этой точки зрения заключается в том, что в состав вида *E. lazicum* был включен в качестве синонима вид *E. rubellum* E. Busch. Оба вида являются редкими, плохо представленными в гербарных коллекциях таксонами. *E. lazicum* был описан из Турецкого Лазистана (Северо-Восточная Анатолия) (Boissier, 1872), а *E. rubellum* — из центральной части Кавказа (Юго-Осетия) (Буш, 1931). Обосновывая сведéние *E. rubellum* в синонимы *E. lazicum*, Шишкин (1950 : 237) писал: «Пришлось *E. rubellum* E. Busch отнести в синонимы *E. lazicum* Boiss. на основании следующих соображений. *E. lazicum* отличается от *E. cicutarium* теми же признаками, как и *E. rubellum*, т. е. меньшими размерами листьев, шероховатыми лучами зонтиков и зонтичков». С. Г. Тамамшян (1967), D. Chamberlain (1972) и И. П. Манденова (1973) приняли точку зрения Б. К. Шишкина. В результате характеристика *E. lazicum* — вида, известного до того только по описанию E. Boissier, была дополнена признаками *E. rubellum*, главными из которых в данном контексте надо признать наличие длинных ползучих горизонтальных корневищ и красную окраску лепестков. При этом Шишкин, Тамамшян, Манденова, как в дальнейшем и мы, имели в своем распоряжении гербарный и иной материал по *E. rubellum* и описание *E. lazicum*, а Chamberlain, наоборот, — имел типовой гербарий *E. lazicum* и описание (с последующими комментариями) *E. rubellum*. Были внесены некоторые коррективы и в диагноз рода *Eleutherospermum* K. Koch, а именно добавлены некоторые признаки *E. rubellum*, другим видам *Eleutherospermum* не свойственные.

При этом строение плодов и *E. lazicum* и *E. rubellum* оставалось описанным недостаточно. Изучая карпологические особенности *E. lazicum* sensu Schischk., мы обнаружили существенные отличия этого таксона от типа рода *Eleutherospermum* — *E. cicutarium* (Bieb.) K. Koch; в частности, у них оказалось разное строение эндосперма и экзокарпа (Пименов, Клюйков, 1981). При этом, однако, мы основывались на материале центрально-кавказского происхождения (растения, собранные в верховьях Теберды и выращенные в Ботаническом саду МГУ). Этот материал полностью соответствует автентикам *E. rubellum*. Надо отметить, что еще в 1941 г. Манденова (1941) отметила, что *E. rubellum* резко отличается от всех остальных видов рода *Eleutherospermum*.

Типовой материал *E. lazicum* в то время нам, как и упомянутым выше отечественным исследователям, не был доступен; у нас не было каких-либо оснований сомневаться в правильности точки зрения Шишкина, которую мы и приняли не критически. Только в 1995 г. во время работы в гербарии Museum National d'Histoire Naturelle (P) мы обнаружили подлинные автентики B. Balansa, по которым описан *E. lazicum*. Если считать (Chamberlain, 1972), что голотип находится в Женеве (G-BOISS), то в нашем распоряжении был изотип с этикеткой («Région alpine de Lazistan, pres de Khabakhar, vers 2700 metres d'altitude. 1 IX 1866. B. Balansa»), соответствующей протологу («Hab in regione alpinae Ponti Lazici prope Khabakhar, alt. 6600', Bal.»). Эти сборы не идентичны тем растениям, которые мы ранее принимали за *E. lazicum*; более того, они резко отличаются от материала, по которому был описан род *Tamamschjania*, будучи весьма близкими и уж во всяком случае конгенеричными с *E. cicutarium*. Небольшие отличия *E. lazicum* от *E. cicutarium*, на которые указывал E. Boissier (1872 : 924), а именно шероховатость лучей зонтиков и зонтичков у первого из этих видов («...radii pedicellique scabridi nec laeves»), мы подтверждаем, как и указанное D. Chamberlain (1972 : 379) (в примечании, но не в ключе!) различие видов по форме конечных долей листа (у *E. lazicum* доли более широкие и закругленные на верхушке). Можно добавить также, что растения *E. lazicum* ниже (20—40 см выс.), чем *E. cicutarium*, и листья у них сосредоточены только в нижней части стебля. Эти признаки, видимо, достаточно выдержаны, насколько можно судить по типовым листам и некоторым дополнительным образцам, отнесенным нами к этому виду. В литературе (Boissier, 1872; Chamberlain, 1972) упоминались только сборы в locus classicus; мы же отнесли к *E. lazicum* еще по крайней мере две коллекции. Во-первых, это сборы Шишкина в Верхней Мингрелии (гора Чегуала, 1923, LE — дублет из Музея Грузии), а во-вторых, наши собственные сборы в Артвинском вилайете Турции (горы Мургул) в 1994 г. (MW, LE). Возможно, ареал *E. lazicum* на самом деле несколько шире, поскольку некоторые сборы этого вида, которые в настоящее время нет возможности переисследовать, определены как *E. cicutarium*, что было бы неудивительно, если учесть близость 2 видов.

В результате неверной интерпретации *E. lazicum* род *Tamamschjania* оказывается номенклатурно (quoad typum) синонимом *Eleutherospermum*, тогда как составленного нами его описания, основанного фактически на растениях *E. rubellum*, по-прежнему вполне достаточно для выделения отдельного рода, включающего в себя последний вид. Более того, позже было показано (Pimenov, Lavrova, 1994), что этому роду принадлежит также вид *Ligusticum rhizomaticum* Hartwig, описанный из Северной Греции (Hartwig, 1983). Чтобы сохранить *Tamamschjania* Pimenov et Kljuykov quoad descr., excl. typo как самостоятельный и вполне заслуживающий выделения род зонтичных, таксономически далекий от *Eleutherospermum*, нужны некоторые дополнительные номенклатурные действия. Поскольку налицо явное различие между описанием рода и указанным в протологе типовым видом, можно было бы, вероятно, предложить, согласно ст. 14.9, 10.4 и 10.5 Международного кодекса ботанической номенклатуры («Токийский кодекс», Greuter et al., 1994), консервацию названия *Tamamschjania* с консервируемым типом *Eleutherospermum rubellum*. Однако, поскольку все рассматриваемые таксоны представляют собой редкие растения, почти не упоминаемые в текущей таксономической и флористической литературе, мало шансов на то, что такое предложение будет принято. Более простым и реальным нам представляется другой путь — предложить новое родовое название с типом *E. rubellum*. Желая сохранить посвящение этого рода известной исследовательнице зонтичных Софии Георгиевне Тамамшян (1901—1981), мы предлагаем название *Tamamschjanella*.

Tamamschjanella Pimenov et Kljuykov gen. nov. — *Tamamschjania* Pimenov et Kljuykov, 1981, Бот. журн. 66, 10 : 1491, quoad descr., excl. typo.

Plantae perennes polycarpicae, glabrae, rhizomatibus horizontalibus, caulibus et petiolis fistulosis, laminis foliorum bi-tripinnatisectis, lobis terminalibus ovato-oblongis, decurrentibus. Umbellae terminales 6—10-radiatae, umbellulae 9—13-florae, involucri involucellique phyllis nullis vel 1—3 linearibus vel subulatis. Dentes calycini obsoleti. Petala roseo-violacea vel atro-violacea, late triangulata, basi cuneata, apice lata, obtusa, inflexa. Fructus ambitu ovales, a lateribus vix compressi, carpophoris in dimidio superiore vel usque ad basin bipartitis, stylodiis dorso reflexis, mericarpiis jugis carinatis vel anguste alatis, sectione transversali subrotundis vel pentagonis, exocarpio unistratoso, commissura angusta, mericarpio parenchymatico, endocarpio tenui unistratoso, vittis vallecularibus 3—6, commissuralibus 6—8, jugalibus solitariis minoribus. Endospermium ventre planum.

Typus: *T. ribella* (E. Busch) Pimenov et Kljuykov.

Affinitas. Genus nostrum ad subtribum *Foeniculinae* Dumort. refertur; a genere typico *Ligusticum* L. (sensu stricto; *L. scoticum* L. et *L. hultenii* Fern.) forma loborum terminalium foliorum, dentibus calycinis obsoletis, petalis reseo-violaceis vel atro-violaceis (non albis), jugis mericarpii marginalibus non dilatatis, seminibus totum lumen pericarpii replentibus bene distinguitur.

Растения многолетние, поликарпические, голые; корневища горизонтальные, стебли и черешки дудчатые, листовые пластинки дважды—трижды перисторассеченные, конечные доли их яйцевидно-продолговатые, низбегающие. Верхушечные зонтики 6—10-лучевые. Зонтички 9—13-цветковые. Листочки обертки и оберточки отсутствуют или в числе 1—3, линейные или шиловидные. Зубцы чашечки не выражены. Лепестки розово-фиолетовые или темно-фиолетовые, широкотреугольные, в основании клиновидные, на верхушке широкие, тупые, изогнутые. Плоды в очертании овальные, с боков слегка сжатые; карпофоры в верхней половине или вплоть до основания двураздельные, стилодии по спинке изогнутые; ребра мерикарпиев килеватые или узкокрылатые, в поперечном сечении почти округлые или пятиугольные; экзокарпий однослойный, комиссура узкая, мерикарпий паренхиматический, эндокарпий тонкий, однослойный, секреторных канальцев в ложбинках 3—6, на комиссуре 6—8, на ребрах одиночные, более мелкие. Эндосперм на брюшной стороне плоский.

Тип: *E. rubella* (E. Busch) Pimenov et Kljuykov.

Родство. Наш род относится к подтрибе *Foeniculinae* Dumort.; от типа *Ligusticum* L. (в узком смысле — *L. scoticum* L. и *L. hultenii* Fern.) отличается формой конечных долей листьев, отсутствием зубцов чашечки, розово-фиолетовыми или темно-фиолетовыми (но не белыми) лепестками, нерасширенными краевыми ребрами мерикарпиев, семенем, занимающим всю полость перикарпия.

К роду относятся 2 близких вида.

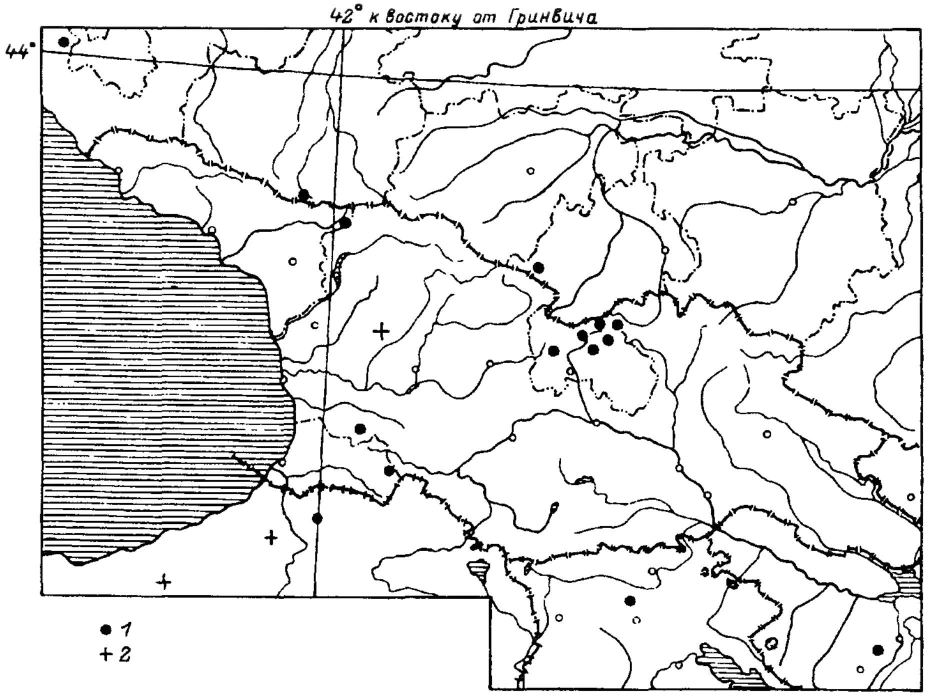
КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *TAMAMSCHJANELLA*

+ Ребра мерикарпиев короткие, килевидные; подстолбия коротоконические; карпофор двураздельный только в верхней половине; в мезокарпе отсутствует слой специализированных сжатых темноокрашенных клеток; в ложбинках мерикарпиев по 5—6 секреторных канальцев . . . . 1. *T. rubella.*

— Ребра мерикарпиев сильнее развитые, крыловидные; подстолбия почти плоские; карпофор двураздельный почти до основания; в мезокарпе развит слой специализированных сжатых темноокрашенных клеток; в ложбинках мерикарпиев по 3—4 секреторных канальца . . . . 2. *T. rhizomatica.*

1. T. rubella (E. Busch) Pimenov et Kljuykov comb. nov. — *Eleutherospermum rubellum* E. Busch, 1931, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 23 : 229. — *E. lazicum* auct. non Boiss. et Bal. : Шишк. 1950, Фл. СССР, 16 : 237, p. p. — *Ligusticum lazicum* Menits. 1991, Бот. журн. 76, 12 : 1759, non *Eleutherospermum lazicum* Boiss. et Bal. 1872.

Lectotypus (Pimenov, Kljuykov, h. l.): Юго-Осетия, «Сбийское ущелье, буково-еловый лес на правом борте, выше с. Нижнее Сба. 2000 м. 19 VII 1929. Е. и Н. Буш» (LE!).



Распространение видов *Tamamschjanella rubella* (*1*) и *Eleutherospermum lazicum* (*2*).

Syntypi: «Дигория, гора Кубус, лес, буковый участок в ущелье Тана на подъеме к леднику Тана. 16 VIII 1927. Е. и Н. Буш» (LE!); «Юго-Осетия, Эрцойская котловина, буковый лес на горе Фэтэн. 1700 м. 18 VII 1928. Е. и Н. Буш» (LE!); «Лес на юго-восточном склоне горы Фэс-Фэтэн, 1800 м. 23 VII 1928. Е. и Н. Буш»; «Леса над с. Хамюлгол, на горе Алхашанда, буковый лес, 1900 м. 23 VII 1928. Е. и Н. Буш, № 21» (LE!); «Кударский р-н, гора Пастыльцуп (Михал-Бобыр), буковый лес. 3 VIII 1928. Е. и Н. Буш» (LE!); «Лес на Сырх-Лаберта, выше минерального источника, буковый участок, 2000 м. 18 VIII 1928. Е. и Н. Буш» (LE!).

Другие просмотренные образцы: «Сбийское ущелье, лес Цэгат-каз на правом склоне Джатьевской балки. 20 VIII 1930. Е. и Н. Буш» (LE!); «Чапарухское ущелье, лесная опушка по правому борту Чапарух-дона, ур. Зебалкольдем, 1800 м. 23 VII 1930. Е. и Н. Буш»(LE!); «Чапарухское ущелье, лес Скатыкол-каз, 1900 м. 20 VII 1930. Е. и Н. Буш» (LE!); «Гора Фэс-Фэтэн, лес на SO склоне, 1850 м, буковый лес. 19 VII 1928. Е. и Н. Буш» (LE!); «Левый борт Бретатского ущелья, буково-березовый лес. 4 VIII 1938. Б. А. Штапельберг» (LE!); «Левый борт Бретатского ущелья. 4 VIII 1937. И. И. Абрамов» (LE!); «Долина р. Секан, субальпийский луг на лев. берегу р. Секана, против „кислых вод", 1800 м. 25 VI 1933. И. Панютин» (MHA!); «Карачаево-Черкессия, Тебердинский зап., от кордона Гоначхир до Клухорского перевала. 9 VI 1976. М. Г. Пименов, Е. Б. Алексеев, Т. В. Лаврова, № 341» (MW!); «Кавказский зап., Майкопский р-н, сев. склон Главного хребта, высокотравье, VIII 1935. Л. Васильева» (LE!); «Сев. Армения, в 4 км от пос. Гергер в Пушкинскому пер., поляна в буковом лесу, среди высокотравья. 26 VII 1965. М. Г. Пименов, № 630» (LE!); «Transcaucasia, Azerbajdjan, prov. et distr. Gandzha, in faucibus fl. Koshar-tschaj. 19 VI 1928. B. Serdjukov» (LE!); «Аджария, Чохатаурский р-н, Бахмаро, сырой склон в верхнем лесном поясе. 4 VIII 1958. А. П. Хохряков» (MW!); «ЮВ Аджария, р-н Годердзского пер. в 6 км к СВ от пос. Данииспараули к летнику Дидаджара, Черное оз. 18 VII 1965. А. И. Шретер, М. Г. Пименов, № 383» (MW!); [Турция] «Артвинский окр., у пос. Верхнего (Хинзарет), лесная поляна. 7 VIII 1911. Ю. Воронов, № 5776» (LE!).

Распространение. Сев. Кавказ (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия), Закавказье (Грузия, Армения, Азербайджан), Сев.-Вост. Турция (см. рисунок, *1*).

2. T. rhizomatica (Hartwig) Pimenov et Kljuykov comb. nov. — *Ligusticum rhizomaticum* Hartwig, 1983, Willdenowia, 13 : 291. — *Tamamschjania rhizomatica* (Hartwig) Pimenov et Lavrova, 1994, Feddes Repert. 105, 7-8 : 434.

Typus: «Greece, Nom. and Ep. Kastorias: Gramos range, 15 km NW of Eptachorion just N of the peak Epano Arena, Fagus forest on steep, E-facing slope, 1925—1950 m, limestone substr. 9 IX 1982. Hartwig, Franzen et Christensen, N 10827» (C!, iso — G).

Распространение. Сев. Греция.

В роде *Eleutherospermum* K. Koch в настоящее время также надо признавать наличие 2 близких видов, незначительно различающихся между собой.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ELEUTHEROSPERMUM*

+ Лучи зонтиков и зонтичков голые; листья более или менее равномерно распределены по стеблю; конечные дольки листьев линейно-ланцетные или ланцетные, на верхушке заостренные . . . . 1. *E. cicutarium*.

— Лучи зонтиков и зонтичков шероховатые; листья сосредоточены преимущественно в основании стебля; конечные дольки листьев более широкие, яйцевидные, на верхушке тупые или закругленные . . . . 2. *E. lazicum*.

1. *E. cicutarium* (Bieb.) Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 924; Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 236; Tamamsch. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 53, карта 57; Chamberlain, 1972, Fl. Turkey, 4 : 379; Manden. 1973, Фл. Армен. 6 : 320; Rech. f. 1987. Fl. Iran. 162 : 177, tab. 123 — *Smyrnium cicutarium* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 239. — *Physospermum cicutarium* (Bieb.) Spreng. 1813, Umbell. Prodr.: 23. — *Hladnikia cicutaria* (Bieb.) Boiss. 1844, Ann. Sci. Nat. ser. 3, 2 : 71. — *Pleurospermum cicutarium* (Bieb.) Drude, 1898, in Engler u. Prantl, Naturl. Pflanzenfam. 3, 8 : 172. — Ligusticum caucasicum Willd. ex Schult. 1820, Syst. Veget. 6 : 457. — *E. grandifolium* K. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 31; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 364; Бордз. 1936, Бюл. Киев. бот. сада, 12-13 : 102. — *E. chrysanthum* Somm. et Lev, 1895, Nuovo Giorn. Bot. Ital. 2, 2 : 74; Somm. et Lev. 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 183.

Typus: «Ad fluvium Alazanium Cachetiae. Chr. Steven» (holo — H).

Распространение. Сев. Кавказ, Закавказье, Сев.-Вост. Турция, Зап. Иран.

2. *E. lazicum* Boiss. et Bal. 1872, Fl. Or. 2 : 924. — *Tamamschjania lazica* (Boiss. et Bal.) Pimenov et Kljuykov, 1981, Бот. журн. 66, 10 : 1491, quoad typum, excl. descr. — *Ligusticum lazicum* (Boiss. et Bal.) Menits. 1991, Бот. жур. 76, 12 : 1759, quoad typum.

Typus: «Region alpine de Lazistan, pres de Khabakhar, vers 2700 metres d'altitude. 1 IX 1866. B. Balansa» (G, iso — P!).

Другие просмотренные образцы: «Mingrelia superior, in calcareis reg. alpinae m. Čeguala. 7 VIII 1923. B. K. Schischkin» (LE!); «Сев.-Вост. Турция, A8, Артвин, верх. р. Мургул, между Кабака и Гюль Даги. 5 VII 1994. М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, А. П. Хохряков, № 89» (MW!, LE!).

Распространение. Сев.-Вост. Турция, Зап. Грузия (см. рисунок, *2*).

Вид, близкий к предыдущему. Надо отметить, что Н. М. Альбов (1895 : 107), видимо, знакомый с типом этого вида, вообще не считал нужным отделять его от *E. cicutarium*, поскольку «в Мингрелии наблюдаются очевидные переходы между этими двумя видами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Альбов Н. М. Материалы для флоры Колхиды (Prodromus Florae Colchicae) // Тр. Тифл. бот. сада. Тифлис—Женева, 1895. Т. 1. С. 1—228.

Буш Е. А. Новый вид рода *Eleutherospermum* С. Koch. с Кавказа // Тр. Бот. музея АН СССР. 1931. Т. 23. С. 229—232.

Манденова И. П. Критические заметки по зонтичным Кавказа. I // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1941. Вып. 10. С. 73—78.

Манденова И. П. Apiaceae (*Umbelliferae*) — Зонтичные // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1973. Т. 6. С. 251—427.

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Tamamschjania — новый род *Umbelliferae* флоры Кавказа и Передней Азии // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1489—1492.

Тамамшян С. Г. Eleutherospermum С. Koch — Элеутероспермум // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 53—54.

Шишкин Б. К. Свободносемянник — *Eleutherospermum* С. Koch // Флора СССР. М.—Л., 1950. Т. 16. С. 236—238.

Boissier E. Umbelliferae // Flora orientalis. Genevae—Basileae, 1872. T. 2. P. 819—1089.

Chamberlain D. F. Eleutherospermum C. Koch. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1972. Vol. 6. P. 379.

Greuter W., Barrie F. R., Burdet H. M. et al. International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code) adopted by Fifteenth International Botanical Congress, Yokohama, August—September, 1993. Konigstein, 1994. 389 p. (Reg. Veg. Vol. 131).

Hartwig P. Two new species of *Apiaceae* from Greece (Materials for the Mountain Flora of Greece. 20) // Willdenowia. 1983. Bd 13. S. 289—293.

Pimenov M. G., Lavrova T. V. Second species of the genus *Tamamschjania* M. Pimen. et Kljuykov (*Umbelliferae*) // Feddes Repert. 1994. Bd 105. H. 7-8. S. 433—436.

Ботанический сад
Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова

Получено 1 II 1996

УДК 582.669.2 (479)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© М. Л. Кузьмина

НОВЫЕ ВИДЫ, КОМБИНАЦИЯ И НАХОДКИ РОДА *DIANTHUS* (*CARYOPHYLLACEAE*) НА КАВКАЗЕ

M. L. KUZMINA. THE NEW SPECIES, COMBINATION AND NEW RECORDS OF THE GENUS *DIANTHUS* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE CAUCASUS

Приведены диагнозы 3 новых для науки видов — *Dianthus dmanissianus* и *D. juzeptchukii*, описанных из Грузии, и *D. martuniensis* — из Армении. Впервые найдены на Кавказе *D. aphanoneurus* comb. nov. (*D. orientalis* subsp. *aphanoneurus*), *D. pratensis*, *D. anatolicus*, *D. pinifolius*, обнаружено новое местонахождение *D. nassireddinii*.

В результате критического анализа коллекций рода *Dianthus* L., хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, сделанного с целью обработки рода для «Конспекта флоры Кавказа», описаны 3 новых для науки вида, предложена новая номенклатурная комбинация, а также приведен ряд находок не известных ранее на Кавказе видов, обитающих на сопредельных территориях.

Таксоны расположены по системе рода *Dianthus*, принятой во «Flora Iranica» (Rechinger, 1988). Указания на распространение даны по системе районирования, принятой для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Sect. *Barbulati* F. N. Williams

D. pratensis Bieb. — обычный обитатель заливных лугов, встречающийся по всему бассейну р. Волги, ранее для Кавказа не приводился. Его единичные находки из старых сборов отмечены для Центрального Кавказа (Caucasus... Aus Befchstau, Herb. Fischer) и Центрального Закавказья (Gudgora ad fontes fl. Aragva, VII 1881, A. H. et V. B. Brotherus, N 131).

Sect. *Dianthus*

D. dmanissianus M. Kuzmina sp. nov. — Planta perennis, glabra. Turiones pauci, 4—6 cm alti, caespites densos non formantes. Folia linearia, 1—1.5 mm lata, basalia 5—7 cm longa, apicalia 1.7—2.5 cm ad vaginas marginibus albis scariosis. Vaginae 2—5 mm longae nodis haud manifeste inflatis. Caules floriferi 20—40 cm alti, 1—3-flori, supra medium vel in triente superiore ramosi, ramulis adpressis. Bracteae 4(6), oblongo-ovatae 9—12 mm longae, margine late scariosae, apiculis viridibus elongatis 3—6 mm longis circa 2/3 calycis longis. Calyx 16—20 mm longus, 3—4 mm latus, basi dentium abrupte attenuatus, dentibus remotis acutis, 3—4 mm longis. Petala laminis integris obovatis, margine subundulatis vel laevibus, ad 3 mm calycem superantia, ut videtur alba.

Affinitas obscura.

Typus: «Georgia, reg. Dmanissi, Gantiadi—Dmanissi, 25 VI 1976. J. Menitzky» (LE).

Transcaucasia centralis et austro-occidentalis.

Многолетник. Растение голое. Вегетативные побеги немногочисленные, 4—6 см выс., не образующие густых дерновин. Листья линейные, 1—1.5 мм шир., нижние 5—7 см дл., верхние 1.7—2.5 см дл., близ влагалищ с белыми пленчатыми краями. Влагалища 2—5 мм дл., в узлах без сильно выраженных вздутий. Цветоносные побеги 20—40 см выс., 1—3-цветковые, ветвящиеся в верхней половине или трети побега, веточки прижаты друг к другу. Прицветники в числе 4(6), продолговато-яйцевидные, 9—12 мм дл., по краю широкопленчатые, с вытянутыми зелеными окончаниями 3—6 мм дл., достигающими примерно 2/3 длины чашечки. Чашечка 16—20 мм дл., 3—4 мм шир., резко суженная при основании зубцов, зубцы расставленные, острые, 3—4 мм дл. Лепестки с цельной обратнояйцевидной пластинкой, гладкой или слегка волнистой по краю, длиннее чашечки не более чем на 3 мм, вероятно, белые.

Родство неясное.

Тип: «Грузинская ССР, Дманисский р-н, Гантиади—Дманиси, 25 VI 1976, Ю. Меницкий» (LE).

Центральное и Юго-Западное Закавказье.

В коллекциях БИН, кроме типового экземпляра, находится всего 2 листа этого вида: «Грузия, Богдановский р-н, окр. оз. Паравани, 18 VII 1969, Ю. Меницкий»; «Белый ключ, июнь, № 899».

Sect. *Fimbriati* Boiss.

D. juzeptchukii M. Kuzmina sp. nov. — Planta perennis, glabra. Turiones multi, 1.5—2.5 cm alti, caespites pulvinatos formantes. Folia anguste linearia 0.5—1 mm lata, basalia 1.5—2 cm longa, apicalia 0.5—1 cm longa. Vaginae 1.5—2 mm longae. Caules floriferi 15—20 mm alti, 2—5-flori, triente superiore ramosi, ramulis adpressis. Bracteae 4, orbiculares, 2.5—3.5 mm longae, margine angustissime scariosae, superne distincte prominenter nervosae, apiculis obtuse acutatis brevissimis. Calyx 15—18 mm longus, 2—3 mm latus, superne subattenuatus, dentibus haud remotis apice subrotundatis, 2 mm longis. Petala laminis late obcuneatis in lacinias ad trientem dissectis, calycem ad 9—12 mm superantia, alba.

Typus: «Georgia, Bacuriani, m. Tschra-Tscharo, ascensus a trajectu ad cacumenem, pratum alpinum, 30 VII 1954, S. Juzeptchuk» (LE).

Affinitas. *D. juzeptchukii* speciebus ser. *Arenarii* Schischk. proximus, a quibus calyce minore, huius dentibus rotundatus necnon, bracteis obtuse acutatis differt.

Многолетник. Растение голое. Вегетативные побеги многочисленные, 1.5—2.5 см выс., образующие подушковидную дерновину. Листья узколинейные, 0.5—1 мм шир., нижние стеблевые 1.5—2 см дл., верхние 0.5—1 см дл. Влагалища 1.5—2 мм дл. Цветоносные побеги 15—20 см выс., 2—5-цветковые, ветвящиеся в верхней трети побега, веточки прижаты друг к другу. Прицветники в числе 4, округлые, 2.5—3.5 мм дл., по краю узкопленчатые, в верхней части с хорошо заметным рельефным жилкованием, с очень коротким тупозаостренным окончанием. Чашечка 15—18 мм дл., 2—3 мм шир., слабо суженная в верхней части, зубцы нерасставленные, почти закругленные на концах, около 2 мм дл. Лепестки с рассеченной на 1/3 и более обратно ширококлиновидной пластинкой, превышающие чашечку на 9—12 мм, белые.

Тип: «Грузинская ССР, Бакуриани, гора Цхра-Цхаро, подъем от перевала к вершине, альпийский луг, 30 VII 1954, С. В. Юзепчук» (LE).

Родство. *D. juzeptchukii* близок видам из ряда *Arenarii* Schischk., отличается от последних малым размером чашечки, тупозаостренными на концах прицветниками и закругленными зубцами чашечки.

Этот вид описан, к сожалению, по единственному, но полноценному экземпляру. По конфигурации чашечки и ее размерам, форме прицветников и форме зубцов чашечки данное растение, бесспорно, отличается от известных на Кавказе видов и видов сопредельных территорий. Из-за недостатка материала остается открытым вопрос о распространении этого вида.

D. martuniensis M. Kuzmina sp. nov. — Planta perennis, inferne pilis minutissimis tecta vel glabra. Turiones haud abbreviati, pauci. Folia lineari-lanceolata, 1.5—2 mm lata, basalia et media 3—6 cm longa, apicalia 0.5—2 cm longa. Vaginae 2—6 mm longae. Caules floriferi 20—40 cm alti, 1—5-flori, supra medium ramosi, ramulis adpressis. Bracteae 6—8, oblongo-ovatae vel ovato-lanceolatae, margine anguste scariosae, apiculis acicularibus porrectis 1.5—4 mm longis, trientem vel medium calycis attingentibus. Calyx 18—22 mm longus, 2—4 mm latus, cylindricus, saepe purpureus, dentibus non remotis acutis 3.5—5 mm longis. Petala laminis obovatis in lacinias perangustas dissectis calycem ad 7—14 mm superantia, alba vel rosea.

Typus: «Armenia, distr. Martuni, tr. Selim, 18 VIII 1954, S. Tamamschan, G. Denisova» (LE).

Affinitas. A specie proxima *D. orientalis* Adams bractearum apiculis acicularibus porrectis differt.

Transcaucasia australis, Turcia.

Многолетник. Растение в нижней части покрыто очень мелкими волосками или голое. Вегетативные побеги неукороченные, немногочисленные. Листья линейно-ланцетные, 1.5—2 мм шир., нижние и средние 3—6 см дл., верхние 0.5—2 см дл. Влагалища 2—6 мм дл. Цветоносные побеги 20—40 см выс., 1—5-цветковые, ветвящиеся в верхней половине побега, веточки прижаты друг к другу. Прицветники в числе 6—8, продолговато-яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, по краю узкопленчатые, с вытянутым игловидным остроконечием 1.5—4 мм дл., достигающим 1/3 или 1/2 длины чашечки. Чашечка 18—22 мм дл., 2—4 мм шир., цилиндрическая, часто пурпурная, зубцы не расставлены, заострены на конце, 3.5—5 мм дл. Лепестки с рассеченной на очень узкие доли обратнояйцевидной пластинкой, превышающей чашечку на 7—14 мм, белые или розовые.

Тип: «Армянская ССР, Мартунинский р-н, Селимский пер., 18 VIII 1954, С. Тамамшян, Г. Денисова» (LE).

Родство. От близкого вида *D. orientalis* Adams отличается формой прицветных чешуй с вытянутым игловидным остроконечием.

Южное Закавказье, Турция.

Изученные экземпляры. «Даралагез, ущелье против с. Джерак, склон, 12 IX 1936, A. Pojarkova»; «Армения, Даралагез, окр. с. Алагез, г. Тепе-Дондуран, 28 VIII 1931, I. Karjagin et Safiev»; «Ново-Баязетский уезд, д. Яных, 27 VII 1925, I. Novopokrovsky»; «Арм. ССР, Красносельский р-н, гора Кочка, 16 VIII 1954, С. Тамамшян, Г. Денисова»; «Нах. АССР, близ с. Кюкю, у Шахбуза, 24 IX 1967, Ю. Меницкий»; «Карская обл., Кагызманский окр., с. Караурган, 24 VII 1910, Нестеров»; «Карская обл. и окр., ущелье близ ст. Промежуточной, 1 VII 1914, Д. Литвинов»; «Турция, Малая Азия, окр. Эрзерума, гора Гасан-кала, 29 VII 1910, Нестеров»; «Turk. Armenia, Rade, N 14».

D. aphanoneurus (Rech. f.) M. Kuzmina comb. nov. — *D. orientalis* subsp. *aphanoneurus* Rech. f. 1986, Pl. Syst. Evol. 151 : 290.

Этот таксон, описанный как подвид из Западного Ирана, на наш взгляд, является морфологически хорошо обособленным видом. Он отличается от *D. orientalis* большим числом прицветников (6—12), светло-соломенным оттенком чашечек, приземистыми, разветвленными, жесткими побегами, более узкой пластинкой лепестков. Обнаружен в Южном Закавказье: «Шаруро-Даралагезский у., долина р. Вост. Арпачай, близ Данзика, 1925, Novopokrovsky».

D. nassireddinii Stapf. Отличается от *D. orientalis* резко суженными в короткое остроконечие прицветниками, более широкой пластинкой и сравнительно более короткой бахромой лепестков. Приводился ранее для Талыша (Карягин, 1952). В Гербарии БИН хранятся сборы этого вида из Нахичевана: «Нах. АССР, юго-зап. склон Зангезурского хребта, Капуджух, 27 VIII 1952, А. Федоров»; «Inter Ordubad et p. Megry, in fauc. fl. Arax. 25 VI 1929, A. Schelkovnikov et E. Kara-Murza».

D. anatolicus Boiss. Этот вид, известный из Турции (Reeve, 1967), обнаружен в Южном Закавказье: «Арм. ССР, Микоянский р-н, между сел. Хачик и Гнишек, 24 VII 1950, А. Тахтаджян».

Sect. *Carthusiani* Boiss.

D. pinifolius Smith in Sibth. Экземпляры этого вида, описанного из Греции, обитающего в Южной и Центральной Европе, а также в Турции, обнаружены в Гербарии БИН из Центрального и Юго-Западного Закавказья: «Kodshori, Transcaucasiae, 1879, M. N. Smirnow, N 88»; «Закавказье, Оверин, № 39»; «Тифл. губ., Табисцхурское оз., южн. берег, 8 VIII 1919, W. Kozlowsky»; «Prov. Tiflis, inter urb. Achaltzich et pag. Kissatib, 27 VII 1928, W. Kozlowsky»; «Prov. Tiflis, distr. Achalkalaki, prope pag. Baraleti, 28 VIII 1928, W. Kozlowsky».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карягин И. И. Caryophyllaceae Juss. — Гвоздичные // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 273—388.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Rechinger K. H. Dianthus L. // Flora Iranica. Graz, 1988. Lfg. 163. P. 128—188.

Reeve H. Dianthus L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 99—131.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 III 1996

УДК 582.998(479) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) КАВКАЗА

YU. L. MENITSKY, T. N. POPOVA. CONSPECTUS OF THE CAUCASIAN *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*)

Представлен критический обзор видов рода *Taraxacum* Wigg. с краткой синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа и ключом для определения видов. По материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) установлено, что на Кавказе произрастает 21 вид одуванчиков, которые распределены по 6 секциям рода. Предложены для консервации название *T. montanum* (C. A. Mey.) DC., широко используемое во «Флорах» стран Юго-Западной и Средней Азии, и лектотип *T. stenolepium* Hand.-Mazz., принятый Б. К. Шишкиным.

Настоящая работа является критической ревизией кавказских видов рода *Taraxacum* Wigg. с указанием литературных источников и типов по форме, принятой для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991); кроме того, в ней приведены оригинальный ключ для определения видов и расширенный список литературы.

Работа выполнена по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, более половины которых (включая сборы начала XX в.) были до настоящего времени не определены, несмотря на посещения отечественных и зарубежных «тараксакологов», публиковавших новые виды или секционные обзоры.

Таксоны расположены по принятой Б. К. Шишкиным (1964) во «Флоре СССР» системе рода H. Handel-Mazzetti (1907), несмотря на то что в настоящее время она претерпела значительные изменения в отношении объема секций: многие секции, описанные Handel-Mazzetti с указанием ранга, но с дополнительным эпитетом «*Taraxaca*», послужившим поводом для многочисленных переописаний и комбинаций (наши секции *Rhodotricha*, *Erythrocarpa*, *Spuria*, подсекция *Cerathophora*), сейчас считаются действительно обнародованными в Указателе к его монографии (Richards, 1985); описан также ряд новых секций, таксономическая ценность которых для нас представляется сомнительной (sect. *Erythrosperma* (H. Lindb.) Dahlst., выделенная из sect. *Erythrocarpa*; sect. *Serotina* Soest, выделенная из sect. *Spuria* и неправильно сближаемая некоторыми авторами с sect. *Rhodotricha*; sect. *Ceratophora* (Hand.-Mazz.) Dahlst.; sect. *Porphyrantha* (Schischk.) Kirschn. et Štěpánek (с двумя подсекциями); sect. *Leptocephala* Soest и sect. *Oligantha* Soest, явно близкие к sect. *Rhodotricha* Hand.-Mazz.).

Для некоторых секций Handel-Mazzetti найдены приоритетные названия в других родах (в случае их объединения с *Taraxacum*): например, *Taraxacum* sect. *Piesis* (DC.) A. J. Richards ex Kirschn. et Štěpánek, 1993 (*Pyrropappus* DC. sect. *Piesis* DC. 1838) приоритетна для sect. *Rhodotricha* Hand.-Mazz.; *Taraxacum* sect. *Sonchidium* (DC.) Kirschn. et Štěpánek, 1993 (описанная для рода *Dubyaea* DC.) — для *Taraxacum* sect. *Spuria* Hand.-Mazz.

В нашу задачу составления регионального списка видов, естественно, не входила монографическая обработка рода, ввиду чего мы предоставляем возможность внесения изменений в его систему и быстро меняющуюся номенклатуру надвидовых таксонов монографам *Taraxacum* (и близких родов), которые покажут степень обоснованности таких изменений, и используем в основном принятые во «Флоре СССР» секционные подразделения.

Характер изменчивости видов рода, представленного как амфимиктическими популяциями, так и в значительной степени апомиктическими клонами часто с разной степенью плоидности соматического набора — в пределах от 2x до 7x (10x у *T. confusum* Schischk., Аревшатян, 1973, 1984), оказал значительное влияние на трактовку их объема. Здесь явственно противопоставляются две концепции вида — морфолого-географическая, представленная для нашего региона немногими исследователями (Б. К. Шишкин и его последователи в региональных флорах Кавказа), и вторая, которой следует большинство зарубежных специалистов по этому роду, считающих за вид каждый сколько-нибудь морфологически обособленный клон, не имеющий ни географической, ни экологической специфики, и допускающих возможность существования многих очень близких «видов» в одном биотопе.

Мы считаем, что, несмотря на кажущуюся изоляцию клонов в agamospecies, к нему вполне применима морфолого-географическая концепция вида, если учесть, что большинство временно устойчивых клонов на достаточно большом отрезке времени все-таки осуществляет обмен генетическим материалом с основным генофондом вида (апомиктически размножающиеся виды не являются облигатными апомиктами), что представляет собой один из факторов интеграции; кроме того, наиболее мощным интегрирующим фактором, сохраняющим генетическую (а в результате и морфологическую) основу вида, является достаточно жесткий в умеренных широтах (в противоположность влажнотропическим областям) естественный отбор, благодаря действию которого мы в большинстве случаев можем вполне уверенно определить конкретную расу в пределах характерных для нее местообитаний. Возможно даже, что поглощающее скрещивание не является столь сильным интегрирующим фактором; тот, кто занимался изучением влажных тропиков, знает, сколь велико разнообразие мелких трудноразличимых видов и форм у вполне амфимиктических обитателей этих районов, возникающих в результате генетико-автоматических процессов, в частности благодаря «эффекту основателя».

Чисто морфологическая систематика клонов *Taraxacum*, оторванная от изучения их межпопуляционной изменчивости, усиленно разрабатываемая рядом европейских ботаников, по нашему мнению, является внутривидовой систематикой, и описываемые ими таксоны совершенно не сопоставимы с географическими расами большинства амфимиктических видов. Мы хорошо видим специфику agamospecies *Taraxacum*, выражающуюся во временном существовании генетически изолированных и в разной степени морфологически дифференцированных клонов часто в пределах одного биотопа, но не видим в свете вышеизложенного принципиального различия между географическими расами обоих типов видов, у которых одинаковы как механизмы видовой интеграции, так в значительной степени и факторы, вызывающие их эволюционные изменения, — адаптация к физическим условиям местообитаний, конкурирующим фитоценозам под влиянием естественного отбора и частично генетико-автоматические процессы, механизм для осуществления которых особенно хорошо работает у апомиктов.

При составлении конспекта мы включали описанные западноевропейскими учеными клоны в синонимику видов только по номенклатурным соображениям. К сожалению, типовые образцы видов Doll, Soest, Kirschner et Štěpánek оказались для нас недоступными, и их расовая принадлежность определялась только путем изучения диагнозов, рисунков и фотографий. Работа затруднялась еще и тем, что первые два автора при описании кавказских видов сравнивали их не с местными уже описанными аналогами, а с более хорошо знакомыми авторам видами Центральной и Южной Европы, Ирана, Турции или с другими ими здесь же описанными видами (бóльшая часть видов Doll).

Soest и Doll, по-видимому, были не знакомы с богатыми гербарными материалами LE (нет определений и авторских пометок); работавшие же здесь Kirschner и Štěpánek просмотрели как определенные, так и не определенные коллекции *Taraxacum*, но определили в них главным образом только *T. stenolepium* Hand.-Mazz. Большинство правильных определений одуванчиков кавказского гербария LE принадлежит Б. К. Шишкину, А. А. Гроссгейму, а также Н. Н. Цвелеву, подготовившему незаконченную рукопись Шишкина для издания «Флора СССР».

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья кожистые, серо-зеленые или сизоватые, от зубчатых до перисторассеченных, с белыми хрящеватыми остроконечиями на концах лопастей и их зубцов; цветочные стрелки, основания черешков листьев и корневая шейка опушенные; листочки обертки без рожков и расширений на верхушках; семянки веретеновидные, остробугорчатые, постепенно переходят в пирамидку 0.8—2.5 мм дл. (sect. 1. *Spuria* (DC.) Hand.-Mazz.) . . . . 2.

— Листья травянистые, без белых хрящеватых зубчиков . . . . 4.

2. Наружные листочки обертки значительно у́же внутренних, линейно-ланцетные, прижатые или слегка оттопыренные; листья цельнокрайные, зубчатые или неглубоко рассеченные; обертка 10—15 мм шир. Растения 10—20 см выс. В нижнем поясе . . . . 1. *T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir.

— Наружные листочки обертки равны внутренним или превышают их по ширине, отогнутые; листья обычно перисторассеченные . . . . 3.

3. Наружные листочки обертки шире внутренних, яйцевидные; обертки 20—25 мм в диам., с многочисленными (40—60) листочками; семянки 5—6 мм дл., с пирамидкой 1.5—2.5 мм дл.; цветочные стрелки иногда разветвленные, с чешуевидными листьями. Растения 10—30 см выс., опушенные короткими извилистыми волосками. В нижнем и среднем поясах . . . . 2. *T. montanum* (C. A. Mey.) Boiss.

— Наружные листочки обертки по ширине равны внутренним, ланцетные или широколанцетные; обертки 10—20 мм в диам., с меньшим числом листочков; семянки около 5 мм дл., с пирамидкой 1.0—1.6 мм дл. Растения 5—15 см выс., почти голые. На низменностях . . . . 3. *T. syriacum* Boiss.

4. Наружные листочки обертки значительно у́же внутренних, во время цветения прижатые, обычно иначе окрашенные, чем последние (розоватые), и пленчатые по краям; семенки веретеновидные, бугорчатые или шиповатые только у верхушки, постепенно переходят в пирамидку, завершающуюся обычно утолщенным и коротким, равным семянке носиком и желтоватым хохолком; рожки обычно имеются на всех или только на внутренних листочках обертки (sect. 2. *Rhodotricha* Hand.-Mazz.) . . . . 5.

— Наружные листочки обертки равны по ширине внутренним или шире их; хохолок белый . . . . 7.

5. Наружные листочки обертки с рожками или явственными расширениями на концах; основания черешков листьев и корневая шейка почти голые; обертка 6—10 см шир.; семянка 4—5 мм дл., с толстым, равным ей носиком. Растения 5—15 см выс. От среднего до субальпийского пояса . . . . 4. *T. stenolepium* Hand.-Mazz.

— Наружные листочки обертки на концах без рожков и явственных расширений . . . . 6.

6. Корзинки 5—7 мм шир.; носик семянки тонкий, по длине равный семянке или слегка превосходящий ее; корневая шейка и основания черешков листьев почти голые или лишь редковолосистые. Растения 5—15 см выс. В нижнем поясе на засоленных почвах . . . . 5. *T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz.

— Корзинки 7—10 мм шир.; носик утолщенный, равен семянке; корневая шейка и основания черешков войлочно опушенные. Растения 10—15 см выс. В нижнем и среднем поясах . . . . 6. *T. daralagesicum* Schischk.

7. Мелкие высокогорные растения с узкими перисторассеченными на многочисленные ланцетные дольки листьями, опушенными извилистыми волосками по средней жилке; корневая шейка и основания черешков густо войлочно опушенные; наружные листочки обертки прижатые, ланцетные, обычно бахромчатые и белоокаймленные, чернеющие, с расширенными на концах или неясными рожками; семянки в верхней половине шиповатые, постепенно переходящие в короткую коническую пирамидку; носик равен семянке или немного длиннее ее. Растения 3—10 см выс. В альпийском и субальпийском поясах (sect. 3. *Dissecta* Soest) . . . . 7. *T. tenuisectum* Somm. et Levier.

— Листья не бывают рассечены на многочисленные ланцетные доли . . . . 8.

8. Наружные листочки обертки с узкой (0.25—0.5 мм шир.) белой или светлоокрашенной каймой; пирамидка цилиндрическая, 0.8—2 мм дл., резко отделена от покрытой целиком или в верхней половине острыми шипиками семянки. Преимущественно равнинные и среднегорные, реже высокогорные виды (sect. 4. *Erythrocarpa* Hand.-Mazz.) . . . . 9.

— Наружные листочки обертки с широкой пленчатой каймой (высокогорные виды) или без каймы (равнинные и среднегорные); пирамидка 0.2—0.8(1) мм дл., коническая . . . . 17.

9. Растения 3—5(7) см выс.; стрелки до 10 см дл., листья 1.5—5 см дл.; корневая

шейка и основания черешков листьев войлочно опушенные; семянки желтые или буроватые . . . . 10.

— Растения (5)10—40 см выс.; стрелки и листья значительно длиннее; корневая шейка и основания черешков обычно голые . . . . 11.

10. Листья рассечены на немногочисленные широкотреугольные доли; стрелки длиннее листьев; хохолок белый или желтоватый; носик утолщенный, равен семянке или в 1.5 раза превышает ее. На засоленных почвах, Предкавказье . . . . 13. *T. ciscaucasicum* Schischk.

— Листья глубоко рассечены на узкие, направленные вниз многочисленные (4—9) дольки; стрелки равны листьям или короче их; хохолок чисто белый; носик тонкий, всегда длиннее семянки (Талыш) . . . . . . 14. *T. neo-lobulatum* Soest.

11. Невысокие (5—15 см выс.) растения с почти простертыми листьями, со стрелками, обычно мало превышающими листья (если стрелки длиннее, то семянки красные); наружные листочки обертки от яйцевидных до яйцевидно-ланцетных и широколанцетных, с очень узкой каймой, во время цветения прижатые, при плодах отогнутые вниз; внутренние листочки обертки немногочисленные (12—14), при плодах пальцевидно расходящиеся, с расширениями или мелкими рожками на концах; корзинки (8)10—12 мм в диам.; семянки красные, буроватые или желтоватые . . . . 12.

— Более высокие растения (15—40 см выс.) обычно с узкой розеткой косо вверх направленных листьев и со стрелками, превышающими листья; семянки бурые или желтоватые, редко красные . . . . 13.

12. Семянки красно-бурые или красные; концевые расширения или рожки обычно имеются только у внутренних листочков обертки. В нижнем и среднем поясах, на каменистых склонах и близ жилья . . . 8. *T. erythrospermum* Andrz. ex Bess.

— Семянки бурые или желтоватые; рожки обычно развиты на всех листочках обертки. В нижнем поясе . . . . 9a. *T. desertorum* Schischk.

13. Растения 25—40 см выс.; корзинки 20—25 мм шир.; внутренние листочки обертки (в числе 14—20) с расширениями на концах или рожками; наружные листочки ланцетные, зеленые, со слабо заметной каймой, уже во время цветения отогнуты вниз; семянки желтоватые (очень редко встречаются и красносемянные формы (*T. armeniacum* Schischk.)); пирамидка 1.2—2 мм дл. В нижнем и среднем поясах . . . . 10. *T. schelkovnikovii* Schischk.

— Растения 15—25(30) см выс.; корзинки 10—20 мм шир.; число внутренних листочков обертки 12—13; пирамидка 0.8—1.5 мм дл. . . . . 14.

14. Наружные листочки обертки всегда прижаты к внутренним, черноватые или бурые, с хорошо заметной белой каймой, от яйцевидных до широколанцетных; семянки темно-бурые . . . . 15.

— Наружные листочки обертки при плодах отогнуты вниз, зеленые; семянки соломенно- или буровато-желтые . . . . 16.

15. Наружные листочки обертки яйцевидные, белопленчатые по краю, с почти черной центральной частью; семянки остробугорчатые до середины и ниже; корневая шейка и основания черешков войлочные. Растения 15—25 см выс. В нижнем и среднем поясах . . . . 11. *T. pseudonigricans* Hand.-Mazz.

— Наружные листочки обертки широколанцетные или яйцевидно-ланцетные, с темно-бурой средней частью; семянки ребристые, с немногочисленными бугорками только у самой верхушки под пирамидкой; корневая шейка и основания черешков голые. Растения 20—30 см выс. В верхнем поясе . . . . 12. *T. megricum* Tzvel.

16. Листья глубоко рассечены на узкие линейно-ланцетные заостренные доли . . . . 9c. *T. divulsiforme* Doll.

— Листья лопастные или рассеченные, с треугольными или широкотреугольными долями. В нижнем и среднем поясах, Закавказье . . . . 9b. *T. grossheimii* Schischk.

17. Высокогорные низкие растения с цельными или неглубоко надрезанными листь-

ями обычно с округлыми лопастями; наружные листочки обертки всегда прижаты к внутренним, с широкой каймой; семянки с мелкими расставленными бугорками в верхней трети или только у самой верхушки, постепенно переходящие в короткую коническую пирамидку; носики равны семянкам или в 1.5—2 раза их длиннее (sect. *Orientalia* Hand.-Mazz.) . . . . 18.

— Высокогорные, среднегорные и равнинные виды с рассеченными длиннолопастными или острозубчатыми листьями; наружные листочки обертки без каймы или со слабо выраженной каймой, во время плодоношения отогнуты вниз; семянка остробугорчатая от основания или от середины, с тонким носиком, в 2—3 раза ее превосходящим, и хорошо дифференцированной конической пирамидкой (sect. *Taraxacum*) . . . . 20.

18. Наружные листочки обертки ланцетные или продолговатые, вдвое короче внутренних, с широкой белой каймой и черной центральной частью, занимающей от 2/3 до 1/5 их ширины, как и внутренние, без рожков; корзинки 10—15 мм шир.; семянки только сверху бугорчатые, 3—4 мм дл., с тонким носиком, 6—10 мм дл.; листья продолговато-ланцетные, цельные, по краям расставленно мелкозубчатые. Растения (5)10—20 см выс. В верхнем поясе . . . . 15. *T. litvinovii* Schischk.

— Наружные листочки обертки от яйцевидных до ланцетных, более чем вдвое короче внутренних, с более узкой зеленоватой или розовой каймой и почти черной центральной частью; корзинки 5—10 мм шир. . . . . 19.

19. Цветки пурпуровые, крайне редко светло-желтые; листья от округло-лопастных (и рассеченных) до цельнокрайных; листочки обертки с рожками или с хорошо заметными расширениями на концах; семянки веретеновидные, только сверху остробугорчатые или почти гладкие, с тонкими носиками, в 1.5—2 раза их превосходящими. Растения 7—15(20) см выс. В альпийском и субальпийском поясах . . . . 16. *T. porphyranthum* Boiss.

— Цветки желтые; листья продолговатые, цельнокрайные; листочки обертки без рожков или с малозаметными расширениями на концах; семянки лишь сверху остробугорчатые, с короткими, им равными по длине утолщенными носиками. Растения 7—15 см выс. На альпийских лугах . . . . 17. *T. stevenii* DC.

20. Высокогорные растения 5—15 см выс., с короткими, не превышающими листья цветоносными стрелками; наружные и внутренние листочки обертки с крупными рожками, наружные ланцетные, во время цветения прижатые, иногда с узким, более светлым окаймлением; семянки 3—3.5 мм дл., с короткими (0.5 мм) коническими пирамидками и тонкими, в 2—3 раза их превосходящими носиками. В верхнем и субальпийском поясах . . . . 18. *T. confusum* Schischk.

— Растения рудеральных местообитаний, 15—40 см выс., с длинными, превосходящими листья цветоносами; листочки обертки без рожков и расширений, наружные от ланцетных до ланцетно-яйцевидных, во время цветения и при плодах отогнуты вниз; семянки 3—4 мм дл., с коническими пирамидками 0.5—0.8 мм дл. и носиками 8—12 мм дл. От нижнего до верхнего пояса . . . . 19. *T. officinale* Wigg. s. l.

Sect. 1. *Spuria* (DC.) Hand.-Mazz.

1. *T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir. 1816, in Lam. Encycl. Suppl. 4 : 420. — *Leontodon serotinus* Waldst. et Kit. 1805, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 2 : 119. — *L. lanatus* Ledeb. 1814, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 5 : 554, non L. 1755. — *Taraxacum voronovii* Schischk. 1964, Фл. СССР, 29 : 536, 746, quoad lectotypum.

Описан из Венгрии.

ЦЗ: Карт.-Ю.Ос; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК (Шишкин, 1934 : 246; 1964 : 432; Гроссгейм, 1949 : 512; Косенко, 1970 : 444; Галушко, 1980 : 253; Танфильев, Кононов, 1987 :

112); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Капеллер, 1952 : 659); ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Севан. (Аревшатян, 1984 : 1382); Т (Софиева, 1961 : 537).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Ливан, Иран) Азия.

Примечание. *T. voronovii* Schischk. базируется на разнородном материале, состоящем из наклеенных на один лист образцов *T. serotinum* (lectotypus *T. voronovii*, LE!) и *T. stenolepium* Hand.-Mazz., габитуально сходных друг с другом. Описание *T. voronovii* включает в себя признаки обоих видов.

2n (2x) = 16 (Аревшатян, 1973).

2. *T. montanum* (C. A. Mey.) DC. 1838, Prodr. 7 : 154, nom. cons. propos. — *Leontodon montanus* C. A. Mey. 1831, Verzeichn.: 58, non Lam. 1778. — *Taraxacum luxurians* Schischk. in herb. LE.

Описан из Восточного Кавказа. Тип: «In monte Beschbarmak versus cacumen, 23 VII 1830, N 173 [C. A. Meyer]» (LE!).

ВК: Кубин.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Занг.; Т.

Указан для ВЗ: Караб.; ЮЗ: Ю. Караб. (Шишкин, 1934 : 247; Софиева, 1961 : 544).

Юго-Зап. (Турция, Сев. Ирак, Иран), Ср. Азия.

Примечание. Приоритетным названием для этого вида (Kirschner, Štěpánek, 1992, 1993) является *T. sonchoideum* (D. Don) Schult.-Bip. 1850, Del. Sem. Horti Heidelberg.: 4 (*Lasiopsis sonchoides* D. Don, 1836, in Sweet, Brit. Flow. Gard. 2 : 346), отнесенный A. de Candolle к роду *Dubyaea* (*D. sonchoidea* (D. Don) DC. 1838, Prodr. 7, 1 : 247). Мы предлагаем законсервировать видовой эпитет *T. montanum* (C. A. Mey.) DC взамен *T. sonchoideum* (D. Don.) Schult.-Bip. ввиду широкого использования этого названия во «Флорах» Юго-Западной и Средней Азии.

2n (4x, 5x, 7x) = 32, 40, 56 (Аревшатян, 1973, 1984).

3. *T. syriacum* Boiss. 1856, Diagn. Ser. 2, 3 : 96. — *T. montanum* var. *denudatum* (Boiss. et Noë) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 786. — *T. montanum* auct. non (C. A. Mey.) DC.: Софиева, 1961, Фл. Азерб. 8 : 543; Аревшатян, 1995, Фл. Арм. 9 : 194.

Описан из Ливана.

ВЗ: Ширв.; Т.

Юго-Зап. (Сирия, Ливан, Турция, Иран, Афганистан), Ср. Азия; Сев. Африка.

Sect. 2. *Rhodotricha* Hand.-Mazz.

4. *T. stenolepium* Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 121. — *T. corniculatum* DC. 1838, Prodr. 7 : 146, p. p., non *Leontodon corniculatus* Kit. 1814. — *T. szovitsii* Soest, 1963, Wentia, 10 : 1—91 (non vidi); id. 1966, Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Ser. C, 69, 3 : 372. — *T. georgicum* Soest, 1966, l. c.: 370. — *T. hohenackerianum* Soest, 1966. l. c.: 371. — *T. podkumokense* Galuschko, 1971, Нов. сист. высш. раст. 8 : 269. — ?*T. kotschyi* auct. non Soest: Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 262. — *T. sevanense* Schischk. in herb. LE. — *T. fulvipile* auct. non Harv.: Аревшатян, 1973 : 39. — *T. bessarabicum* auct. non (Horn.) Hand.-Mazz.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1382; она же, 1995, Фл. Арм. 9 : 187.

Описан по материалам из Закавказья, Ирана, Афганистана и Северной Индии (Гималаи). Лектотип (Шишкин, 1964 : 536): «[In pratis montium altiorum] Karab. orient. [25 jun 1]829 Szovits» (LE!). Lectotypus cons. propos. (См.: Soest, 1963, Wentia, 10 : 15).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В.-Тер.; ВК: В. Сулак., Ман-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦК: В. Кум. (Галушко, 1980 : 253, sub *T. podkumokense*).

Юго-Зап. Азия (Иран, Афганистан).

2n (4x) = 32 (Аревшатян, 1970).

5. *T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 26. — *Leontodon bessarabicus* Hornem. 1819, Hort. Hafn. Suppl.: 88. — *Taraxacum erythrospermum* var. *bessarabicum* (Hornem.) DC. 1838, Prodr. 7 : 147. — *Leontodon lividus* auct. non Waldst. et Kit.: Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 531.

Описан из Молдавии.

ЮЗ: Ерев.; Т.

Указан для ЗП (Шишкин, 1964 : 533; Галушко, 1980 : 256; Танфильев, Кононов, 1987 : 112).

Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр. Азия; Сев. Африка.

2n (2x) = 16 (Аревшатян, 1973).

6. *T. daralagesicum* Schischk. 1964, Фл. СССР, 29 : 534, 745. — *T. anatolicum* Soest, 1968, Acta Bot. Neerl. 17, 6 : 483. — *T. oliganthum* auct. non Hand.-Mazz.: Шишк. 1964, Фл. СССР, 29 : 533. — *T. fulvipile* auct. non Harv.: Аревшатян, 1973 : 39. — *T. bessarabicum* auct. non (Hornem.) Hand.-Mazz.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1382; она же, 1995, Фл. Арм. 9 : 187.

Описан из Армении (Даралагез). Тип: «Армения, с. Окбадыр-Алагез, 8 IX 1931, И. Карягин и Б. Софиев» (LE!).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Занг.

Юго-Зап. Азия (Турция).

2n(2x, 4x) = 16, 32 (Аревшатян, 1973, sub *T. fulvipile*).

Sect. 3. *Dissecta* Soest
1966, Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., ser. C, 69, 3 : 377.

7. *T. tenuisectum* Somm. et Levier, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 294. — *T. dissectum* auct. non (Ledeb.) Ledeb.: Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 47, p. p.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «in latere bor. occ. montis Elbrus (vulgo Mingi-tau) ultra 3000 m, 10 Sept. 1890, S. Sommier et E. Levier» (FI, iso — LE!).

ЗК: В.Куб.; ЦК: В.Кум., Малк.; ВК: В.Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв.

Указан для ЗК: Уруп-Теб. (Handell-Mazzetti, 1907a : 49, sub *T. dissectum*; Танфильев, Кононов, 1987 : 113); ВК: Ассо-Арг. (Очиаури, 1981 : 45); для всех высокогорных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 254).

Эндемик.

Sect. 4. *Erythrocarpa* Hand.-Mazz. s. l.

8. *T. erythrospermum* Andrz. ex Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn. Podol.: 75. — *T. caucasicum* var. *erythrospermum* (Bess.) Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2 : 814. — *T. laevigatum* var. *erythrospermum* (Bess.) Schmalh. 1897, Фл. Ср., Южн. Росс., Крыма и Сев. Кавк. 2 : 149. — *T. praticola* Schischk. 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 245, non Dahlst. — *T. daviesii* Soest, 1968, Acta Bot. Neerl. 17, 6 : 487, p. p. — *T. bakuense* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 5 : 320. — *T. shirakium* Doll, 1976, l. c.: 323. — *T. scolopendriforme* Doll, 1976, l. c.: 322. — *T. cephalum* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 7-8 : 454. — *T. flugum* Doll, 1976, l. c.: 459. — *T. gracilium* Doll, 1976, l. c.: 460. — *T. graciliforme* Doll, 1976, l. c.: 459. — *T. pseudo-laxum* Doll, 1976, l. c.: 461. — *T. pseudo-silesiacum* Doll, 1976, l. c.: 463. — *T. rizaense* Doll, 1976, l. c.: 464. — *T. rizaense* subsp. *jerevanum* Doll, l. c.: 466. — *T. sieheaniforme* Doll, 1976, l. c.: 467. — *T. zineralum* Doll, 1976, l. c.: 468. — *T. pseudo-gracilis* Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 260. — *T. wardenium* Doll, 1977, l. c.: 261. — *T. ghalghanum* Galuschko, 1980, Фл. Сев. Кавк. 3 : 254, descr. ross. — *T. prilipkoi* Czer. 1995, Vasc. Pl. Russ. Adjac. Stat.: 106. — *T. laevigatum* auct. non (Willd.) DC.: Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 109, p.p. — *T. calocephalum* auct. non Hand.-Mazz. 1907, Monogr.: Tarax.: 106; Hand.-Mazz. 1907, Вестн. Тифл. бот. сада, 7 : 16 (separat.). — *T. behzudicum* auct. non Soest: Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 263. — *T. officinale* auct. non Wigg.: Аревшатян, 1984,

Бот. журн. 69, 10 : 1383. — *T. kozlovskii* Schischk. in herb. LE. — *T. stepposum* Schischk. in herb. LE.

Описан с Украины.

ЗП; ВП; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Шupв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.Кур., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Занг., Ю.Караб.; Т.

Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич. (Капеллер, 1952 : 663). Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Ср. Азия.

2n (2x, 3x, 4x) = 16, 24—28, 32 (Аревшатян, 1973; Doll, 1976).

9. *T. desertorum* Schischk. aggr.

9a. *T. desertorum* Schischk. 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 251. — *T. lenkoranense* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 6 : 319. — ?*T. echmiadzinum* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 7-8 : 457. — *T. officinale* auct. non Wigg.: Аревшатян, 1995, Фл. Арм. 1995, 9 : 192, p. p. — *T. talyschense* Schischk. in herb. LE.

Описан из Восточного Закавказья. Лектотип (Шишкин, 1964 : 497): «[Transcaucasia, Azerbajdjan, prov. Baku, distr. Saljany]. steppa Mil. [inter Karadanly et tumulum Boz-Tapa, 15 IV 1928. L. Prilipko]» (LE!).

ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н.Кур.; Т.

Указан для ЗК: Урун-Теб.; ЦК: В. Кум. (Doll, 1976b : 474); ЮЗ: Ерев. (Doll, 1976b : 457, sub *T. echmiadzinum* Doll), Нах. (Софиева, 1961 : 541); Т (Doll, 1976a : 319, sub *T. lenkoranense* Doll).

2n (3x) = 24 (Doll, 1976a, sub *T. lenkoranense*).

9b. *T. grossheimii* Schischk. 1934. в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 250. — *T. obliquum* auct. non (Fries) Dahlst.: Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 116, p. p. — *T. officinale* auct. non Wigg.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1383; она же, 1995, Фл. Арм. 9 : 192, p.p. — *T. tbilisiense* Schischk. in herb. LE.

Описан из Закавказья. Лектотип (Шишкин, 1964 : 438): «Transcaucasia, Tiflis, prope st. viae ferr. Mtzchet, 3 V 1924, A. Grossheim» (LE!).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Н.Кур.

Указан для ЦК: В.-Тер. (Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 62); ЗЗ: Рион.-Квир., Адж. (Капеллер, 1952 : 664); ВЗ: Мург.-Муровд. (Софиева, 1961 : 542); ЮЗ; Т (Шишкин, 1964 : 438).

9c. *T. divulsiforme* Doll. Feddes Repert. 87, 7-8 : 456. — *T. pseudophaleratum* Doll, 1976, l. c.: 462.

Описан из Северного Кавказа. Тип: «Patigorsk, in den Grunanlagen beim Hotel „Patigorsk“. 3 VI 1974, Doll» (Hb. Doll).

ЦК: В. Кум.

Примечание. Весьма сомнительный вид, характеризующийся сильным рассечением листьев на очень узкие заостренные доли. An monstrositas? Автор отмечает широкое его распространение в г. Пятигорске.

2n (2x, 3x, 4x) = 18, 24, 32 (Doll, 1976b).

10. *T. schelkovnikovii* Schischk. 1934, в Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 1, 4 : 251. — *T. armeniacum* Schischk. 1934, цит. соч.: 246. — *T. purpureipetiolatum* Soest, p. p. excl. typo, quoad pl. turc. e reg. Van, Bitlis. — *T. bezidum* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 7-8 : 450. — *T. cachkadzorum* Doll, 1976, l. c.: 453. — *T. calocephaloides* Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 260. — *T. officinale* auct. non Wigg.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1383; она же, 1995, Фл. Арм. 9 : 192, p. p.

Описан из Закавказья. Лектотип (Шишкин, 1964 : 474): «Оз. Гокча, близ пос. Александровка, 24 VIII 1926, А. Шелковников» (LE!).

ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю.Караб.

Указан для ЦЗ: Лори (Шишкин, 1934 : 251).

Юго-Зап. Азия (Вост. Турция).

Примечание. Изредка встречаются экземпляры этого вида с красными семянками (*T. armeniacum* Schischk.).

2n (3x) = 24 (*T. armeniacum*, *T. cachkadzorum*, Doll, 1976); 2n (4x) = 32 (Аревшатян, 1970).

11. *T. pseudonigricans* Hand.-Mazz. ex Zederb. 1906, Annal. Nat. Hofmus. Wien: 427; Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 51. — *T. officinale* auct. non Wigg.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1383.

Описан из Турции. Тип: «Erdschias-Dag, auf den Abhaengen oberhalb Tschomakly, c. 1900 m, 24 VI 1902, Zederbauer» (W).

ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Турция).

12. *T. megricum* Tzvel. 1966, Нов. сист. высш. раст. 1966 : 233. — *T. officinale* auct. non Wigg.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1383; она же, 1995, Фл. Арм. 9 : 192, p.p.

Описан из Армении. Тип: «АрмССР, Мегринский район, подъем на Зангезурский хр. от сел. Личк по левому берегу правого притока р. Меграгет, на влажных лужайках субальпийского типа, 13 VI 1956, № 2208, Т. Егорова, Н. Цвелев, С. Черепанов» (LE!).

Известен только по типовому экземпляру.

13. *T. ciscaucasicum* Schischk. 1964, Фл. СССР, 29 : 745, 532. — *T. megalorrhizon* auct. non Hand.-Mazz.: Шишк. 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 249.

Описан из Предкавказья. Тип: «Ставропольский край, окр. с. Благодатное, s. coll.» (?).

Указан для ЗП: З.Ставр. (Шишкин, 1964 : 532); ЗП, ВП: В.Ставр. (Галушко, 1980 : 254; Танфильев, Кононов, 1987 : 112).

Примечание. Неясный вид, по описанию сочетающий в себе признаки секции *Erythrocarpa* (длинная пирамидка, широкие белоокаймленные наружные листочки обертки) и секции *Rhodotricha* (буроватый хохолок, опушенная корневая шейка, часто встречающийся у представителей последней короткий носик, распространение на засоленных местообитаниях). В LE (кавказский сектор) нет не только типа этого вида, но и ни одного экземпляра, кем-нибудь определенного как *T. ciscaucasicum*.

14. *T. neolobulatum* Soest, 1960, Acta Bot. Neerl. 9, 3 : 305. — *T. lobulatum* Bornm. ex Dahlst. 1926, Acta Horti Berg. 9, 1 : 32; Шишк. 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 249; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 513; Софиева, 1961, Фл. Азерб. 8 : 538. non Brenner, 1907.

Описан из Ирана. Тип: «Persia: Prov. Yesd, in collibus regionis aridae inter Yesd et Tast, c. 1600 m s. m., J. Bornmuller, Iter persico-turcicum 1892—93, n 5134, *T. lobulatum* J. Bornm.» (?).

Т («Тал. — между с. Биласар и г. Нудуз-Каласы, 8, 9 IV 1929, Л. Прилипко», LE!).

Примечание. Вид характеризуется очень мелкими листьями с направленными вниз узкими дольками, красноватыми листочками обертки, очень короткими стрелками, желтыми семянками с пирамидками около 1 мм дл., покрытыми волокнами и войлочком корневыми шейками и основаниями черешков. Очень близки к этому виду описанные из прилегающих к Талышу районов иранского Азербайджана (Ардебиль) *T. ruberuliforme* Soest, 1972, Acta Bot. Neerl. 21, 3 : 193 (с желтыми семянками) и *T. azerbaijanicum* Soest, 1972, l. c.: 192 (с красными семянками).

Sect. 5. *Orientalia* Hand.-Mazz.

15. *T. litvinovii* Schischk. 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 250. — *T. crepidiforme* subsp. *crepidiforme* auct. non DC.: Soest, 1975, Fl. Turk. 5 : 802. — *T. stevenii* auct. non DC.: Аревшатян, 1984, Бот. журн. 69, 10 : 1383; она же, 1995, Фл. Арм. 9 : 189.

Описан по материалам из Закавказья и Восточной Турции. Лектотип (Шишкин, 1964 : 555): «Карсская обл. и окр. Вершина г. Сурб-Хач (ок. 3400 м), 16 VII 1914, Д. Литвинов» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан., Нах.

Указан для ЗЗ: Абх. (Колаковский, 1961 : 223); ЮЗЗ (Шишкин, 1934 : 250; Гроссгейм, 1949 : 515; Капеллер, 1952 : 665).

Юго-Зап. Азия (Вост. Турция).

16. *T. porphyranthum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 790. — *T. haemanthum* Kirschn. et

Štěp. 1993, Fol. Geob. Phytotax. (Praha), 28, 3 : 314. — *T. ignivomum* Kirschn. et Štěp. 1993, l. c.: 314. — *T. deminutum* Kirschn. et Štěp. 1993, l. c.: 319. — *T. pseudoporphyranthum* Kirschn. et Štěp. 1993, l. c.: 307. — *T. vepallidum* Kirschn. et Štěp. 1993, l. c.: 309. — *T. extinctum* Kirschn. et Štěp. 1993, l. c.: 316. — *T. klopotovii* Tzvel. 1994, Бот. журн. 79, 6 : 114.

Описан с Большого Кавказа. Лектотип (Kirshner, Štěpánek, 1993 : 304): «Tuschetia, versus m. Diklo 1420 hex. 31 VII Ruprecht» (LE!); синтип: «Tuschetia, pr. Dako, in m. Komtoi zwisch. 1600—1450 h. 4 VIII 1861, Ruprecht» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Занг.

Указан для всех высокогорных районов Северного Кавказа; ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 254); ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Софиева, 1961 : 543).

Эндемик.

Примечание. Вид сильно варьирует по степени рассеченности листьев (от зубчатых до лопастных), наличию или отсутствию на них буроватых пятен, по степени выраженности каймы на наружных листочках обертки (от ясно выраженной белой до слабо дифференцированной зеленоватой); существуют вариации окраски язычков: наряду с преобладающими по ареалу формами с розовыми язычками встречаются клоны, у которых язычки ярко-пурпуровые, фиолетовые и даже грязно-желтые (последние найдены в районе Приэльбрусья («pag. Terskol ... in valle Syltran-su, alt. ca. 2000 m, VIII 1986, P. Kovař») и описаны (оба с вышеуказанным типом) как 2 вида — *T. vepallidum* Kirschn. et Štěp. и *T. deminutum* Kirschn. et Štěp., l. c.). Существующая изменчивость, по-видимому, обусловлена отчасти разной плоидностью входящих в этот agamospecies клонов: преобладают пентаплоиды (5x = 40); наряду с ними встречаются триплоиды (3x = = 24) и гептаплоиды (7x = 56). Все указанные вариации не имеют видимой географо-экологической приуроченности и распространены по всему ареалу вида совместно с типичными формами.

2n = 24 (Давлианидзе, 1985).

17. *T. stevenii* DC. 1838, Prodr. 7 : 149. — *Leontodon alpinus* Stev. 1810, Mem. Soc. Nat. Moscou, 4 : 100. — *L. stevenii* Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 658. — *T. crepidiforme* DC. 1838, l. c.: 149. — *T. crepidiforme* DC. var. *subnivale* Galuschko, 1971, Нов. сист. высш. раст. 8 : 270. — *T. psychrophilum* Boiss. 1849, Diagn. Ser. 1, 11: 48. — *T. integrifolium* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 676. — *T. officinale* var. *stevenii* (DC.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 788. — ?*T. forellense* Doll, 1976, Feddes Repert, 87, 7-8 : 471. — *T. steveniforme* Doll, 1976, l. c.: 470. — *T. alpinum* auct. non Hegetschw. et Heer: Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 94; id. 1907, Tarax. Kauk.: 24. — *T. fontanum* Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 100, p. p., excl. typo; id. 1907, Tarax. Kauk.: 24. — *T. paludosum* auct. non (Scop.) Schlechter: Hand.-Mazz. 1907, Tarax. Kauk.: 21. — *T. atropatanum* Schischk. in herb. LE. — *T. subnivale* (Galuschko) Galuschko in herb. LE.

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «in summa alpe Schachdagh (errore „Shandagh”). Junio. Stev.» (G-DC).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.Куб.; ЦК; ВК, ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан., Дар.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Doll, 1976b : 476).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

2n(2x, 3x, 4x) = 16, 20, 24, 32 (Аревшатян, 1973; Харадзе и др., 1973; Doll, 1976b; pro *T. steveniforme*; Гагнидзе, Гвиниашвили, 1984).

Sect. 6 *Taraxacum*
(sect. *Borealia* Hand.-Mazz., sect. *Ruderalia* auct.)

Subsect. 1. *Ceratophora* (Hand.-Mazz.) Schischk.
(sect. *Borealia* subsect. *Ceratophora* Hand.-Mazz.)

18. *T. confusum* Schischk. 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 251. — *T. karjaginii* G. Hagl. ex Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк.: 514. — *T. glabratum* Doll, 1977, Feddes

Repert. 88, 4 : 257. — *T. papposum* Doll, 1977, l. c.: 259. — *T. ceratophorum* auct. fl. cauc., non (Ledeb.) DC. 1838. — *T. alpinum* auct. fl. cauc. non Hegetschw. et Heer, 1840.

Описан по материалам с Кавказа и из Закавказья. Лектотип (Шишкин, 1964 : 474): «Kuban prov. Альпийские ковры в верховьях Хотю-тау, 15 VII 1909, n 956, N. Busch» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.Куб.; ЦК; ВК: В.Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В.Ахур.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н.Карт. (Капеллер, 1952 : 663); ВЗ: Караб. (Софиева, 1961 : 540); ЮЗ: Ерев., Занг. (Аревшатян, 1984 : 1383).

Эндемик.

2n(10x) = 80 (Аревшатян, 1973, sub *T. ceratophorum*); 2n(3x, 4x, 6x) = 24, 40, 48 (Doll, 1976); 2n(3x, 6x) = 24, 48 (Магулаев, 1982).

Subsect. 2. *Taraxacum*

19. *T. officinale* Wigg. 1780, Prim. Fl. Holsat.: 56, s. l. — *Leontodon taraxacum* L. 1753, Sp. Pl.: 798, p.p.; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 590. — *Taraxacum vulgare* Schrank, 1792, Primit. Fl. Salisburg.: 193. — *T. brevum* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 7-8 : 452. — *T. conicum* Doll, 1976, l. c.: 454. — *T. dombaiense* Doll, 1976, l. c.: 472. — *T. vulgum* Doll, 1976, l. c.: 473.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.Кур.; ЮЗЗ: Джав.-В.Ахур.; ЮЗ: Ерев.; Т.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 254); ЗЗ: Рион.-Квир.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Месх. (Капеллер, 1952 : 665; Софиева, 1961 : 541); ЮЗ (Аревшатян, 1995 : 192).

2n (3x, 4x) = 24, 32 (Аревшатян, 1973; Магулаев, 1982; Doll, 1976, pro *T. conicum*, *T. dombaiense*, *T. vulgum*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящихся в гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники Национальной АН Республики Армения (ERE) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 83—87.

Аревшатян И. Г. Новые данные о хромосомных числах видов *Taraxacum* Weber из Армении // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 8. С. 1167—1170.

Аревшатян И. Г. О *Taraxacum stevenii* DC. // Нов. сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 260—261.

Аревшатян И. Г. Числа хромосом и размеры пыльцевых зерен видов рода *Taraxacum* Weber, произрастающих в Армянской ССР // Биол. журн. Армении. 1973. Т. 26. № 3. С. 38—43.

Аревшатян И. Г. Карполого-анатомическое исследование армянских представителей рода *Taraxacum* Wigg. // Биол. журн. Армении. 1977. Т. 30. № 8. С. 60—65.

Аревшатян И. Г. Род *Taraxacum* (*Asteraceae*) в Армянской ССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1379—1384.

Аревшатян И. Г. Род *Taraxacum* Wigg., Одуванчик // Флора Армении. Hrncirska, Czech Republic, 1995. Т. 9. С. 184—194.

Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н. Числа хромосом некоторых высокогорных видов растений Грузии // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1703—1704.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 3. Ростов, 1980. 328 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Давлианидзе М. Т. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Paeoniaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 698—700.

Капеллер О. А. Род *Taraxacum* L. — Бурбушела // Флора Грузии. 1-е изд. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 656—665.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 461 с.

Колаковский А. А. Род *Taraxacum* Wigg. — Одуванчик // Флора Абхазии. 2-е изд. Тбилиси, 1982. Т. 2. С. 114—115.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Магулаев А. Ю. Числа хромосом некоторых видов *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* и *Plantaginaceae* Северного Кавказа // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1982. № 11. С. 74—79.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси, 1981. 119 с.

Попова Т. Н. *Taraxacum* Wigg. — Одуванчик // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Л., 1972. С. 305—306.

Сахокия М. Ф., *Хуцишвили Е. И.* Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского района Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 205 с.

Софиева Р. М. Род *Taraxacum* L. — Одуванчик // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 535—544.

Танфильев В. Г., *Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Харадзе А. Л., *Гвинианидзе З. И.*, *Давлианидзе М. Т.* К кариологическому изучению субнивального флористического комплекса. 1 // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1973. Вып. 30. С. 78—83.

Шишкин Б. К. Род Одуванчик — *Taraxacum* L. // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. Баку, 1934. Т. 4. С. 245—251.

Шишкин Б. К. Род Одуванчик — *Taraxacum* Wigg. // Флора СССР. М.—Л., 1964. Т. 29. С. 405—560.

Dahlstedt H. Über einige orientalische *Taraxacum*-Arten // Acta Horti ergiani. 1926. Bd 9. N 1. S. 1—36.

Doll R. Zwei neue Arten der Gattung *Taraxacum* // Feddes Repert. 1973. Bd 84. H. 7-8. S. 569—572.

Doll R. Die Gattung *Taraxacum*. Wittenberg, 1974. 158 S.

Doll R. Neue *Taraxacum*-Arten des Kaukasus // Feddes Repert. 1976a. Bd 87. H. 5. S. 319—324.

Doll R. Zur Kenntnis der *Taraxacum*-Flora des Kaukasus // Feddes Repert. 1976b. Bd 87. H. 7-8. S. 449—478.

Doll R. Die Section *Scariosa* Hand.-Mazz. emend. Dahlst. der Gattung *Taraxacum* // Feddes Repert. 1976c. Bd 87. H. 9-10. S. 553—585.

Doll R. Neue *Taraxacum*-Sippen aus dem Kaukasus // Feddes Repert. 1977. Bd 88. H. 4. S. 257—264.

Handel-Mazzetti H. Monographie der Gattung *Taraxacum*. Leipzig, 1907a. 175 S.

Handel-Mazzetti H. Die *Taraxacum*-Arten der Kaukasuslander // Вестн. Тифл. бот. сада. 1907в. Вып. 7. С. 3—25 (separatum).

Kirschner J., *Štěpánek J.* Notes on the series of *Taraxaca* Exsiccata, Fasc. I—IV (Studies in *Taraxacum*. 9) // Preslia (Praha). 1992. Vol. 64. N 1. P. 17—33.

Kirschner J., *Štěpánek J.* The genus *Taraxacum* in the Caucasus. 1. Introduction, 2. The section *Porphyrantha* // Fol. Geobot. Phytotax. 1993. Vol. 28. N 3. P. 295—320.

Richards A. J. Sectional nomenclature in *Taraxacum* (*Asteraceae*) // Taxon. 1985. Vol. 34. N 4. P. 633—644.

Soest J. L. van. New species of *Taraxacum* from Asia (including: Rechinger, Iter Iranicum II Nr 40) // Acta Bot. Neerl. 1960. Vol. 9. N 3. P. 302—315.

Soest J. L. van. New species of *Taraxacum* from Asia. II // Proc. Konikl. Nederl. Akad. Weten. Ser. C. 1966. Vol. 69. N 3. P. 377—388.

Soest J. L. van. New species of *Taraxacum* from Asia. I // Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Ser. C. 1966. Vol. 69. N 3. P. 364—377.

Soest J. L. van. New *Taraxacum* species and forms from Turkey // Acta Bot. Neerl. 1968. Vol. 17. N 6. P. 483—495.

Soest J. L. van. New *Taraxacum* taxa from Asia // Acta Bot. Neerl. 1970. Vol. 19. N 1. P. 24—35.

Soest J. L. van. New *Taraxacum* species from Azerbaijan // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21. N 3. P. 192—193.

Soest J. L. van. *Taraxacum* Wiggers // Flora of Turkey / Ed. by P. H. Davis. Cambridge, 1975. Vol. 5. P. 788—812.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 II 1996

SUMMARY

The paper presents the critical survey of the Caucasian *Taraxacum* (*Asteraceae*) species based on herbarium collection of LE (St. Petersburg, Botanical Institute), including their typification, synonimics, distribution in subregions of Caucasus (with literature references), as well as the key for species identification. Schischkin's (Flora USSR, 1964) morphologo-geographical species concept in this genus (with some emendations) is adopted as the most adequate for classification of the local taxa numbering 21 species, belonging to 6 sections. Most of the Soest, Doll, Kirschner et Štěpánek's Caucasian clone microspecies are not considered in the species rank. The species name *T. montanum* (C. A. Mey) DC., widely distributed in south-western and central Asiatic floras and Schischkin's lectotypus of *T. stenolepium* Hand.-Mazz. are proposed for conservation.

УДК 582.683.2 (479)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© **В. И. Дорофеев**

РОД *CAMELINA* (*BRASSICACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

V. I. DOROFEEV. GENUS *CAMELINA* (*BRASSICACEAE*) OF THE CAUCASIAN FLORA

На Кавказе распространены 7 видов рода *Camelina*, относящихся к 2 секциям и 2 рядам. Sect. 1. *Camelina* по признакам цветка и плода разделена на 2 ряда — ser. 1. *Camelina* (*C. alyssum, C. pilosa, C. rumelica, C. sativa*) и ser. 2. *Microcarpae* ser. nov. (*C. microcarpa, C. sylvestris*). Sect. 2. *Flexuosae* sect. nov. монотипная и включает в себя эндемичный для стран Юго-Западной Азии вид *C. laxa*. На российской части Кавказа род представлен 6 видами из типовой секции.

На Кавказе род *Camelina* Crantz — Рыжик — представлен 7 видами: *C. sativa, C. pilosa, C. alyssum, C. rumelica, C. sylvestris, C. microcarpa, C. laxa*. Первые 6 являются представителями секции *Camelina*, они широко распространены как на Кавказе, так и на территории Европы. *C. sativa, C. alyssum, C. pilosa, C. rumelica* в последние несколько десятилетий стали встречаться значительно реже в пределах своего ареала, что, вероятно, связано с большими успехами по борьбе с сорняками на сельхозугодьях и с отказом от «малоперспективной» культуры рыжика (*C. sativa, C. pilosa, C. alyssum*). Распространение *C. laxa* ограничено Юго-Восточным Закавказьем и северо-западными (Турция, Иран) районами Юго-Западной Азии; вид заслуживает выделения в самостоятельную секцию *Flexuosae* V. I. Dorof. sect. nov. благодаря своеобразной зигзагообразной оси соцветия.

В типовой секции обращают на себя внимание две группы видов: в первой — ser. *Camelina* ser. nov. — объединены крупноплодные и крупноцветковые виды (*C. sativa, C. pilosa, C. alyssum, C. rumelica*); во второй — ser. *Microcarpae* V. I. Dorof. ser. nov. — мелкоплодные и мелкоцветковые виды (*C. microcarpa, C. sylvestris*). Ser. *Camelina* характеризуется большим разнообразием в строении плода. Чрезвычайным многообразием форм плода среди представителей этого ряда выделяется *C. sativa*.

Сейчас трудно сказать, какая исходная форма *C. sativa* изначально была введена в культуру как перспективное масличное растение, однако на сегодняшний день существует широкий спектр культиваров, имеющих симметричные грушевидные узкие или широкие, сильно выпуклые или несколько уплощенные плоды с оттянутой или тупой верхушкой, правда, они всегда имеют плотные и недеформированные в области рамки створки.

Распространение видов указано по предложенному для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991) районированию.

Camelina Crantz
1762, Stirpium Austr. 1 : 17

Typus: C. sativa (L.) Crantz

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Ось соцветия прямая, лепестки белые, палевые или желтые . . . . 2.
+ Ось соцветия явственно зигзагообразная, лепестки оранжево-желтые; встречается только в ВЗ, ЮЗЗ, ЮЗ, Т . . . . 7. *C. laxa.*
2. Стручочки 7—12 мм дл., лепестки почти в 2 раза длиннее чашелистиков . . . 3.
+ Стручочки 4—7 мм дл., лепестки не более чем в 1.5 раза длиннее чашелистиков . . . . 6.
3. Створки плодов тонкостенные, во время созревания деформируются в области рамки из-за неравномерного развития тканей . . . . 3. *C. alyssum.*
+ Створки плодов достаточно плотные, деформация в области рамки отсутствует . . . . 4.
4. Стебли и листья слабо опушенные . . . . 5.
+ Стебли и листья обильно опушены длинными оттопыренными простыми волосками и мелкими ветвистыми; озимый однолетник . . . . 2. *C. pilosa.*
5. Цветки белые, лепестки морфологически хорошо делятся на широкий отгиб и тонкий ноготок . . . . 4. *C. rumelica.*
+ Цветки желтоватые или палевые, у лепестков граница между ноготком и отгибом почти неразличима; яровой однолетник . . . . 1. *C. sativa.*
6. Плодоножки косо вверх направленные; грушевидные плоды имеют оттянутое основание и менее оттянутую верхушку, образуют сравнительно рыхлую кисть . . . . 5. *C. sylvestris.*
+ Плодоножки направлены к оси соцветия почти под прямым углом; грушевидные плоды имеют оттянутое основание и внезапно суженную верхушку, образуют сравнительно плотную кисть . . . . 6. *C. microcarpa.*

Sect. 1. *Camelina.* — Sect. *Chamaelinum* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 514. — Sect. *Eucamelina* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 311. Axis inflorescentiae rectiusculus.
Typus: typus generis.
Ось соцветия прямая.
Тип: тип рода.

Ser. 1. Camelina ser. nov. — Silicula 7 mm longa et longior. Petala sepalis duplo majora.
Typus: typus generis.
Стручочки 7 мм дл. и длиннее. Лепестки вдвое длиннее чашелистиков.
Тип: тип рода.

1. *C. sativa* (L.) Crantz, 1762, Stirpium Austr. 1 : 17. — *Myagrum sativum* L. 1753, Sp. Pl.: 641, p. p. — *C. caucasica* (Sinsk.) Vass. 1939, Фл. СССР, 8 : 652. — *C. glabrata* (DC.) Fritsch, 1897, Excursionsfl. Öesterr.: 247. — *C. sativa* β *glabrata* DC. 1821, Reg. Ver. Syst. Nat. 2 : 516.

Описан из Европы: «culta in plurimis Europae regionibus».

ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Севан., Нах. Указан для ЗЗ (Хинтибидзе, 1979 : 224): Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1950 : 164); ВЗ (Хинтибидзе, 1979 : 224): Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1950 : 164), Джав.-В. Ахур. (Хинтибидзе, 1979 : 224); ЮЗ: Занг. (Аветисян, 1966 : 236), Ю. Караб. (Гроссгейм, 1950 : 164).

Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция), Ср., Центр., Вост. Азия.

Г. С. Воскресенская (1952) характеризует этот вид как яровую форму посевного рыжика, которая, вполне естественно, должна отличаться от озимой (*C. pilosa*), кроме всего прочего, меньшей олиственностью, особенно нижних частей растения.

2. *C. pilosa* (DC.) N. Zing. 1909, Тр. Бот. муз. АН СССР, 6 : 23. — *C. sativa* α *pilosa* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 516.

Описан из Европы: «inter segetes et lina, in Europâ totâ».

ЗП: З. Ставр.; ВП: Тер.-Сулак.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд. Указан для ЦК: В. Кум. (Гроссгейм, 1950 : 164); ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1950 : 164); СЗЗ: Анап.-Гел. (Гроссгейм, 1950 : 164); ЗЗ (Хинтибидзе, 1979 : 223); Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1950 : 164); ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1950 : 164), Н. Кур. (Ахундов, 1953 : 209); ЮЗЗ (Хиитибидзе, 1979 : 223): Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ (Гроссгейм, 1950 : 164): Ерев., Севан.; Т (Гроссгейм, 1950 : 164).

Европа; (?) Юго-Зап. Азия.

Очень близок *C. sativa*. Вероятно, Декандоль не придавал большого значения характеру опушения и при выделении таксона ограничился объемом вариации, поскольку четких различий между *C. sativa* и *C. pilosa* практически не существует. I. Hedge (1968) рассматривает этот вид как уклоняющуюся форму в составе *C. sativa*.

3. *C. alyssum* (Mill.) Thell. 1906, Verz. Tausch Säm. Früchte, Arssk. 7 : 189. — *Myagrum alyssum* Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8: N 8. — *Camelina linicola* Schimp. et Spenn. 1829, Fl. Friburg. 3 : 958.

Описан из Германии: «in arvis Alsatiae, Palatinatus, Lotharingiae».

ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан.

Европа; (?) Юго-Зап. Азия.

Вид был недавно отмечен (Дорофеев, 1994) для флоры Кавказа, хотя сами сборы были сделаны различными коллекторами достаточно давно. Основное отличие от *C. sativa* — стручочки бóльших размеров, тонкостенные, в процессе развития деформирующиеся в области рамки.

Возможно нахождение этого вида в других районах Юго-Западной Азии, поскольку он в свое время наряду с *C. sativa* и *C. pilosa* был достаточно обильным сорняком злаковых культур и льна. По этому поводу Воскресенская (1952), в частности, отмечает, что в 20—30-е годы XX в. в горных районах Грузии и Армении в посевах льна наблюдались случаи сплошного вытеснения рыжиком растений льна. Рыжик часто настолько сильно засорял лен, что население собирало с этих посевов на масло не только лен, но и рыжик.

4. *C. rumelica* Velen. 1887, Sitzungsber. Bohm. Ges. Wiss.: 448, tab. 1, fig. 13a. — *C. albiflora* auct. non (Boiss.) N. Busch.: Гроссгейм, 1950, Фл. Груз. изд. 2, 4 : 162; Ахундов, 1953, Фл. Азерб. 4 : 206; В. Аветисян, 1966, Фл. Арм. 5 : 233; Хинтибидзе, 1979, Фл. Груз. изд. 2, 5 : 221.

Описан из Болгарии: «Rumelia».

ЗП: Аз.-Куб.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ВК: Ман.-Самур. (Гроссгейм, 1950 : 164); ВЗ: Караб. (Ахундов, 1953 : 206); ЮЗЗ: Араг. (Аветисян, 1966 : 236); ЮЗ: Севан. (Гроссгейм, 1950 : 164).

Европа; Юго-Зап. (Сирия, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. Азия.

Ser. 2. Microcarpae V. I. Dorof. ser. nova — Silicula 7 mm longa et brevior. Petala sepalis sesqui majora.

Typus: *C. microcarpa* Andrz.

Стручочки короче 7 мм. Лепестки в 1.5 раза длиннее чашелистиков.

Тип: *C. microcarpa* Andrz.

5. *C. sylvestris* Wallr. 1822, Sched. Crit. 1 : 347.

Описан из Европы: «ad Beunstaedt, Schmon, Lodersleben».

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Дар., Нах. Указан для ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1950 : 164).

Европа; Сев., (?) Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия.

6. *C. microcarpa* Andrz. 1821, in DC. Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 517. — *C. sylvestris* subsp. *microcarpa* (Andrz.) N. Zing. 1909, Тр. Бот. муз. АН СССР, 4 : 23, p. p. — *C. sylvestris* subsp. *microcarpa* var. *minor* Sinsk. 1928, Тр. прикл. бот. ген. сел. 3, 19 : 537.

Описан с Украины. Lectotypus (Дорофеев, h. l.): «Podol. austr.» (LE!).

ЗП; ВП; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Ю. Караб.; Т. Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1980 : 38), Бело-Лаб. (Гроссгейм, 1950 : 164); ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980 : 38); СЗЗ: Анап.-Гел. (Гроссгейм, 1950 : 164); ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 38); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Хинтибидзе, 1979 : 223), Лори (Аветисян, 1966 : 236); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Хинтибидзе, 1979 : 223), Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1950 : 164), Караб. (Гроссгейм, 1950 : 164); ЮЗ: Занг. (Аветисян, 1966 : 236).

Европа; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия; Сев. Африка.

Sect. 2 Flexuosae V. I. Dorof. sect. nov. — Axis inflorescentiae angulato-flexuosus.

Typus: *C. laxa* C. A. Mey.

Ось соцветия зигзагообразная.

Тип: *C. laxa* C. A. Mey.

7. *C. laxa* C. A. Mey. 1831, Verzeich. Pflanz. Cauc.: 193.

Описан из Талыша. Typus: «In campis et agris pr. pag. Swant, 21 Junii 1830, Meyer» (LE!).

ВЗ: Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ВЗ: Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1950 : 162); ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. (Хинтибидзе, 1979 : 221), Араг. (Аветисян, 1966 : 223); ЮЗ: Севан. (Гроссгейм, 1950 : 162).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Brassicaceae // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 61—301.

Ахундов Г. Ф. Род 373. *Camelina* Crantz — Рыжик // Флора Азербайджана. Баку, 1953. Т. 4. С. 205—210.

Воскресенская Г. С. Рыжик. М., 1952. 48 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. (Определитель). Т. 2. Ростов-на-Дону, 1980. 352 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 2-е изд. М.—Л., 1950. 333 с.

Дорофеев В. И. Новые данные о крестоцветных Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 102—104.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Хинтибидзе Л. С. 62. *Camelina* Crantz // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1979. Т. 5. С. 219—224.

Hedge I. 122. *Camelina* // Flora Iranica. Graz, 1968. Lfg. 57. P. 336—339.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 III 1996

УДК 582.669.2 (479)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© Г. А Лазьков

ОБЗОР РОДА *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

G. A. LAZKOV. A SYNOPSIS OF THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) OF THE CAUCASIAN FLORA

Приведен критический обзор рода *Silene* флоры Кавказа.

В настоящей работе содержится критический обзор рода *Silene* L. s. l. (включая *Otites* Adans., *Oberna* Adans.) флоры Кавказа. Указания на распространение видов даны по материалам Кавказского гербария (LE) и литературным источникам в соответствии с ботанико-географическим районированием, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Цитация и синонимика даны сокращенно.

Silene L.
1753, Sp. Pl.: 416; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5: 193

Sect. 1. *Odontopetalae* Schischk. ex Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 240.

1. *S. odontopetala* Fenzl, 1842, Pugill.: 9; Coode et Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 12, p. p., excl. syn *S. araxina* Trautv., *S. artvinensis* Schischk., *S. raddeana* Trautv. — *S. physocalyx* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 321.

Описан из Турции (Киликийский Тавр). Тип: «In monte Tauro, aestate 1836, N 82, leg. Th. Kotschy» (G, iso — LE!).

Указан для ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Месх. (Гвинианидзе, 1978 : 134).

Юго-Зап. Азия (Турция).

2. *S. raddeana* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 472. — *S. araxina* Trautv. 1875, l. c. 3 : 278. — *S. artwinensis* Schischk. 1927, Изв. Томск. унив. 77, 3 : 391. — *S. odontopetala* auct. non Fenzl: Coode, Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 212, p. p., quoad syn. *S. araxina* Trautv., *S. artwinensis* Schischk., *S. raddeana* Trautv.; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 374, p. p., quoad syn. *S. raddeana* Trautv.

Описан из Турции. Лектотип (Лазьков, h. l.): «Aschich-dade, 29 VII 1871, N 448, Radde» (LE!).

ЮЗ: Дар., Нах. Указан для ЮЗ: Занг. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 124).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

3. *S. kubanensis* Somm. et Levier, 1893, Тр. Гл. бот. сада (Ленинград), 13, 3 : 37.

Описан с Кавказа. Лектотип (Лазьков, h. l.): «Kuban, in alta valle fl. Tieberda, ad rupes, 1500 m, N 142, 31 VII 1890, leg. Sommier et Levier» (LE!).

ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб.

Эндемик.

4. *S. linearifolia* Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 374. — *S. petraea* Adams, 1805, in Weber et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 58, non Waldst. et Kit. 1803. — *S. angustifolia* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 337, non Poir. 1789.

Описан с Кавказа («In alpibus Caucasicis»).

ЦК: В. Тер.; ВК. Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр. (Галушко, 1978 : 255); ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 41); ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 255); ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гвинианидзе, 1978 : 152), Мург.-Муровд. (Карягин, 1952 : 343).

Эндемик.

Примечание. В пределах вида можно различить три разновидности по характеру опушения чашечки.

5. *S. lychnidea* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 213. — *S. subuniflora* Somm. et Levier, 1893, Тр. Гл. бот. сада (Ленинград), 13, 3 : 39.

Описан с Кавказа. Тип: «In alpibus ad rivulorum margines versus fl. Elborus, alt. 7500 ped., N 20, 13 VII 1829, C. A. Meyer» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Абх. Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 253).

Эндемик.

6. *S. pygmaea* Adams, 1805, in Weber et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 59. — *S. spathulata* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 341.

Описан с Кавказа («Ossetia»).

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул.; ЗЗ: Абх. Указан для ЗК: Уруп.-Теб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 41), В. Куб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур. (Галушко, 1978 : 253); ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Гроссгейм, 1945 : 250); ВЗ: Кубин. (Карягин, 1952 : 342).

Эндемик.

7. *S. caespitosa* Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 262.

Описан с Кавказа («in rupibus circa pagum Sudur provinciae Kubensis»).

ВК: Кубин. Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Гроссгейм, 1945 : 248).

Эндемик.

8. *S. longidens* Schischk. 1922, Bull. Mus. Georg. 1 : 16.

Описан из Закавказья (Азербайджан). Тип: «Gub. Baku, distr. Schemacha, in decliviis m. Nijal supra p. Zarnova, in abruptis lapidosis, 6100′, 31 VII 1900, leg. Alexeenko» (TBI, iso — LE!).

ВЗ: Ширв.

Эндемик.

Sect. 2. *Spergulifoliae* (Boiss.) Schischk. — Sect. *Auriculatae* (Boiss.) Schischk.

9. *S. sisianica* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 36. — *S. pachyneura* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 660, descr. ross. — *S. prilipkoana* Schischk. 1936, цит. соч.: 888. — *S. arguta* auct. non Fenzl, p. p., quoad syn. *S. sisianica* Boiss et Buhse: Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 249; Coode et Cullen, Fl. Turk. 2 : 209. — *S. ispirensis* auct. non Boiss. et Huet: Гроссг. 1945, цит. соч.: 248. — *S. bornmuelleriana* auct. non Freyn: Гроссг. 1945, цит. соч.: 249.

Описан из Закавказья. Тип: «Sisian bei Nachitschevan, Mai 1847, F. Buhse» (G, iso — LE!).

ЮЗ. Указан для ЮЗЗ: Араг. (Гроссгейм, 1945 : 249).

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран).

Примечание. Вид *S. prilipkoana* Schischk. описан по уродливому образцу *S. sisianica*. Что подразумевается под *S.prilipkoana* во «Flora Iranica», выяснить не удалось. Иранские растения, судя по описанию (Melzheimer, 1988), обладают железисто-опушенной чашечкой, в то время как у типового образца *S. prilipkoana* она опушена только нежелезистыми волосками.

От типового образца *S. arguta* Fenzl бо́льшая часть кавказского материала отличается чашечками, опушенными нежелезистыми волосками. Лишь образец, собранный Н. Н. Цвелевым в окр. с. Биченах (Нахичевань), имеет единичные железистые волоски на чашечке. Для выяснения самостоятельности вида *S. sisianica* по отношению к *S. arguta* необходим анализ гербарного материала с территории Турции.

10. *S. montbretiana* Boiss. 1842, Diagn. Ser. 1, 1 : 26; Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 12, 3 : 266. — *S. aucheriana* Boiss. 1842, l. c.: 27, p. p., quoad pl. sub N 4208. — *S. hohenackeri* Boiss. 1853, Diagn. Ser. 2, 1 : 75. — *S. ispirensis* Boiss. et Huet, 1956, Diagn. Ser. 2, 5 : 55. — ? *S. bornmuelleriana* auct. non Freyn: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 658. — *S. supina* auct. non Bieb.: Melzh. 1988, l. c., p. p., quoad pl. e Talysch et tab. 166.

Описан из Ирана. Лектотип (Chowdhuri, 1957 : 266): «Persia, Dalm-Kou, N 4208, Aucher-Eloy» (G, iso — LE!).

Т.

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран).

11. *S. spergulifolia* (Willd.) Bieb. 1819, Fl. Taur-Cauc. 3 : 305. — *Cucubalus spergulifolius* Willd. 1799, Sp. Pl. ed. 4, 2 : 690. — *Silene brotheriana* Somm. et Levier, 1893, Тр. Бот. сада АН СССР, 13, 3 : 36.

Описан из Армении («in Armenia»).

ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гвинианидзе, 1978 : 146), Лори; ВЗ: Н. Кур.; ЮЗ: Дар. (Гроссгейм, 1945 : 247).

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран).

12. *S. argentea* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 311.

Описан из Закавказья. Тип: «in provinciis transcaucasicis occidentalibus versus fines turcicas, Nordmann» (LE!).

ЗЗ: ? Адж.

Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Приводится К. Ф. Ледебуром (Ledebour, 1842) по цитированному выше образцу. Впоследствии этот вид, по-видимому, не собирался на Кавказе и не включен ни в одну из кавказских «флор». Совершенно идентичные образцы были собраны в Турции (Анатолия), и вид был указан для Турецкой территории E. Boissier (1867), однако отсутствует во «Flora of Turkey» (Coode, Cullen, 1967).

13. *S. supina* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 336; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163, p. p., excl. pl. e Talysch et tab. 166. — *S. syreitschikowii* P. Smirn. 1940, Бюл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 49, 2 : 87. — *S. spergulifolia* auct. non Bieb.: Chater, Walters, Akeroyd, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 207, p. p., quoad syn. *S. supina* Bieb., *S. syreitschikowii* P. Smirn.

Описан с Кавказа (Пятигорск). Тип: «Ex Caucaso: ad thermas Constantinomontanas lecta a. 1798» (LE!).

ЗП; ЦК: В. Кум., В. Тер. Указан для ВП: В. Ставр. (Галушко, 1978 : 255).

Юго-Вост., Вост. Европа.

14. *S. commelinifolia* Boiss. 1842, Diagn. Ser. 1, 1 : 35.

Описан из Ирана. Лектотип (Melzheimer, 1988 : 460): «Armenia, N 4206, Aucher-Eloy» (G, iso — LE!).

ЮЗ: Нах., Дар., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Иран, Ирак).

15. *S. alpicola* Schischk. 1927, Изв. Томск. гос. унив. 77, 3 : 292.

Описан с Кавказа. Тип: «Б. Бамбак, течение р. Бамбачки, 18 VII 1906, Б. Н. Клопотов» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЗЗ: Абх. Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 253).

Эндемик.

16. *S. depressa* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 336.

Описан из Закавказья. Тип: «Ex Iberia, 1806, Steven» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг. Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Гроссгейм, 1945 : 252).

Эндемик.

17. *S. caucasica* (Bunge) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 622. — *S. vallesia* β. *caucasica* Bunge, 1837, Ind. Sem. Horti Dorpat.: 7.

Описан с Кавказа (Дагестан). Тип: «Tufan-dagh, 31 July 1830, C. A. Meyer» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин. Указан для ВК: Ассо-Арг. (Гвинианидзе, 1978 : 153); ВЗ: Алаз.-Агрич., Шире. (Гроссгейм, 1945 : 252).

Эндемик.

18. *S. tatjanae* Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 179.

Описан из Закавказья. Тип: «Transcaucasia, Nachrespublica, distr. Ordubad, in jugo Zangelan, inter Jaglu-dara et Ag-Jurt, in alpines, 8 VII 1933, I. Karjagin et J. Isaew» (LE!).

ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Эндемик.

19. *S. schafta* S. G. Gmel. ex Hohen. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 3 : 397.

Описан из Талыша. Тип: «In rupestribus monti Keridachi, pr. Swant, oct., Hohenacker» (LE!).

Т.

Юго-Зап. Азия (Иран).

20. *S. meyeri* Fenzl ex Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 38. — *S. depressa* Bieb. γ.: Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 321. — *S. araratica* auct. non Schischk.: Шишк. 1945, Фл. СССР, 6 : 672, p. p., quoad pl. e Ilanlu-Dagh.

Описан из Талыша. Лектотип (Лазьков, h. l.): «In rupestribus altioribus montium Talysch, C. A. Meyer» (LE!).

ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т. Указан для ЦЗ: Лори (Шишкин, Аветисян, 1956 : 140).

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. V. Melzheimer (1988) указал в качестве лектотипа образец Ф. Гогенакера из Талыша, имеющий железисто-опушенную чашечку, что не соответствует приведенному Ледебуром (Ledebour, 1842) описанию, на котором основан вид *S. meyeri*. Поэтому предлагаю избрать лектотипом образец, собранный К. А. Мейером и полностью соответствующий описанию.

21. *S. grossheimii* Schischk. 1931, в Гроссг. и Сахокия, Очерк раст. Кабист.: 89.

Описан из Закавказья. Лектотип (Лазьков, h. l.): «Transcaucasia, Azerbajdzhan, prov. Baku, distr. Schemacha, inter p. Perekeshkjul et pasc. Agridzha, 9 VII 1928, M. Sachokia» (BAK, iso — LE!).

ВЗ: Шире.

Эндемик.

22. *S. cephalantha* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 613. — *S. transcaucasica* Bordz. 1912, Тр. Бот. сада Юрьевск. унив. 13, 1 : 19.

Описан из Турции («in Armenia Turcica ad Palanteuken»).

ЗЗ: Рион.-Квир.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЦЗ; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг. Указан для Мегр.-Зан. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 139), Ю. Караб. (Карягин, 1952 : 340).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

23. *S. ikonnikovii* Lazkov, 1996, Бот. журн. 81, 7 : 109.

Описан с Кавказа. Тип: «Дагестан, Агульский р-н, альпийск. область близ перевала Кокмагдаг, h — 3200 м, 4 VIII 1940, Р. Еленевский» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

24. *S. humilis* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 215; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 662, p. p., excl. pl. e Cauc. centr.; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 250, табл. 25, рис. 8, 8а, карта 283, p. p., excl. pl. e Cauc. centr.

Описан из Дагестана. Тип: «Inter fragmina schisti in alpib. Tufan-dagh cum Sedo roseo, d. 31 Juliu m. 1830, N 164, C. A. Meyer» (LE!).

ВК. Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гроссгейм, 1945 : 250).

Эндемик.

25. *S. lipskyi* Lazkov, 1996, Бот. журн. 81, 4 : 96. — *S. humilis* auct. non C. A. Mey., p. p., quoad pl. e Cauc. centr.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 662; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 250; Гвинианидзе, 1978, Фл. Груз. 4 : 151.

Описан с Кавказа. Тип: «Центральный Кавказ, на горе Казбек, 9000—11 000′, 5 VII 1898, Н. Десулави» (LE!).

ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.

Эндемик.

Sect. 3. Dianthoidea (Chowdhuri) Lazkov comb. nov. — Sect. *Caespitosae* Chowdhuri subsect. *Dianthoideae* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 239.

Typus: *S. dianthoides* Pers.

26. *S. dianthoides* Pers. 1805, Syn. Pl. 1 : 500. — *S. marcowiczii* Schischk. 1920—1922, Bull. Mus. Georg. 1 : 11, tab. 3, fig. 1, 2. — *S. karatshaica* Galushko, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 251, descr. ross., in clav.

Описан с Востока («in Oriente»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан. Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Гвинианидзе, 1978 : 138); ЦЗ: Лори (Шишкин, Аветисян, 1956 : 132); ВЗ: Караб.; ЮЗ: Ю.Караб. (Гроссгейм, 1945 : 242).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Sect. 4. *Inflatae* (Boiss.) Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 241.

27. *S. vulgaris* (Moench) Garcke, 1869, Fl. Deutschl. ed. 9 : 64. — *Behen vulgaris* Moench, 1794, Meth.: 709. — *Cucubalus behen* L. 1753, Sp. Pl.: 414, non S. behen L. 1753. — *Silene wallichiana* Klotzsch, 1862, in Klotzsch et Garcke, Bot. Ergeb. Reise: 139, tab. 30. — *S. latifolia* (Mill.) Britt. et Rendle, 1907, List. Brit. Seed Plants: 5, non Poir. 1789. — *S. pubicaulis* Galushko, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 256, descr. ross. in clav. — *S. commutata* auct. non Guss., p. p., quoad pl. e Cauc.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 597. — *S. cserei* auct. non Baumg.: Карягин, 1952, Фл. Азерб. 3 : 323.

Описан из Европы.

ВП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; СЗЗ; Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан. Указан для ЗП: З. Ставр.; ЦК: В. Кум. (Танфильев, Кононов, 1987 : 40); для всех горных районов Северного Кавказа (Галушко, 1978 : 256); для всех районов Грузии (Гвинианидзе, 1978 : 132); ЦЗ: Лори; ЮЗ: Дар., Занг. (Гроссгейм, 1945 : 235).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия.

28. *S. cserei* Baumg. 1816, Enum. Stirp. Transs. 3 : 345. — *S. alexeji* Kolak. 1948, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 14 : 65, рис. 4а, 8е.

Описан из Румынии.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх. Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 40); ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 256); ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1945 : 235).

Центр., Юго-Вост. Европа.

29. *S. crispata* Stev. 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 2 : 315.

Описан из Крыма («circa Sudak»).

СЗЗ: Анап.-Гел.

Вост. Европа.

Примечание. От предыдушего вида отличается сильио волнистыми по краю листьями и небугорчатыми семенами. Константность этих признаков нуждается в подтверждении на более обширном материале.

Sect. 5. *Procumbentes* (Chowdhuri) A. Devjatov et V. Tichom. 1992, Бюл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 97, 3 : 122.

30. *S. procumbens* Murr. 1784, Comment. Goetting. 7 : 83, tab. 2, fig. 1—6.

Описан с Урала.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Гроссгейм, 1945 : 236; Танфильев, Кононов, 1987 : 40).

Вост. Европа; Сев. Азия.

Sect. 6. *Fimbriatae* (Boiss.) Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 241.

31. *S. multifida* (Adams) Rohrb. 1868, Monogr. Silene: 88. — *Cucubalus multifidus* Adams, 1805, in Weber et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 57.

Описан из Грузии. Лектотип (Лазьков, h. l.): «in sumitate montis Kaischaur, Adams» (LE!).

ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Мегр.-Зан. Указан для ЗП: З. Ставр.; для всех лесных районов северного Кавказа (Галушко, 1978 : 255); ЗЗ: Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1945 : 236); для всех районов Грузии (Гвинианидзе, 1978 : 133); ЮЗ: Дар. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 124); ЮЗ: Ю. Караб. (Гроссгейм, 1945 : 236).

Юго-Зап. Азия (Турция).

32. *S. lacera* (Stev.) Sims, 1821, Curtis's Bot. Mag. tab. 2255. — *Cucubalus lacerus* Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 262.

Описан с Кавказа («ad rivum Chodjal sub pago Chinalug»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд. Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 255); ЮЗ: Севан. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 124).

Эндемик.

Sect. 7. *Compactae* (Boiss.) Schischk.

33. *S. compacta* Fisch. ex Hornem. 1813, Hort. Bot. Hafn. 1 : 417.

Описан из России? («in Russia?»).

ВП: В. Ставр., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Мегр.-Зан. Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб.; СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Гроссгейм, 1945 : 240); для всех горных районов Северного Кавказа (Галушко, 1978 : 250); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1945 : 240); для всех районов Грузии (Гвинианидзе, 1978 : 136); ЦЗ: Лори (Шишкин, Аветисян, 1956 : 131).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Sect. 8. *Sclerocalycinae* (Boiss.) Schischk.

34. *S. lasiantha* C. Koch, 1841, Linnaea, 15 : 712. — *S. sahendica* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 38. — *S. marschallii* auct. non C. A. Mey.: Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 387, p. p., quoad syn. *S. lasiantha* C. Koch et *S. sachendica* Boiss. et Buhse.

Описан из Армении («In Armenia occidentali»).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

35. *S. tenella* C. A. Mey. 1931, Verz. Pfl. Cauc.: 216.

Описан из Талыша. Тип: «m. Talysch. N 1867, C. A. Meyer» (LE!).

Т.

Юго-Зап. Азия (Иран).

36. *S. chlorifolia* Smith, 1789, Pl. Icon. Ined. tab. 13. — *S. morganae* Freyn, 1897, Bull. Herb. Boiss. 5 : 586.

Описан из Турции. Тип: «Armenia, leg. Tournefort» (OXF).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Н. Кур. (Гроссгейм, 1945 : 246); ЮЗ: Ерев., Дар. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 139).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

37. *S. bupleuroides* L. 1753, Sp. Pl.: 421.

Описан из Ирана («in Persia»).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ. Указан для ВЗ: Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1945 : 244).

Центр., Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

38. *S. solenantha* Trautv. 1881, Тр. Гл. бот. сада (Ленинград), 7, 2 : 421.

Описан из Закавказья (Дагестан). Тип: «Schalbus Dagh, N 119, 1880, leg. Becker» (LE!, iso — TBI).

ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

39. *S. peduncularis* Boiss. 1843, Diagn. Ser. 1, 1 : 30.

Описан из Ирана. Тип: «m. Seidkhoji, N 4219, Aucher-Eloy» (G).

ЮЗ: Нах. («Нах. АССР, Шахбузский р-н, окр. с. Биченах, 22 VII 1957, Н. Н. Цвелев, С. К. Черепанов»).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. Растения из Нахичевани отличаются от образцов, определенных E. Boissier как *S. peduncularis*, и, возможно, относятся к новому виду. Для окончательного решения этого вопроса необходимы дополнительные сборы с Зангезурского хр.

Sect. 9. *Chloranthae* (Rohrb.) Schischk.

40. *S. chlorantha* (Willd.) Ehrh. 1792, Beitr. Naturk. 7 : 144. — *Cucubalus chloranthus* Willd. 1787, Prodr. Fl. Berol.: 155, tab. 5, fig. 9.

Описан из Германии.

ВП: В.Ставр.; ЦК: В. Кум. Указан для ЗП: З. Ставр. (Галушко, 1978 : 252).

Центр., Вост. Европа.

41. *S. chloropetala* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), 15, 2 : 195. — *S. longipetala* auct. non Vent., p. p., quoad syn. *S. chloropetala* Rupr.: Melzh. 1988. Fl. Iran. 163 : 383.

Описан с Кавказа. Лектотип (Шишкин, 1936 : 623): «Dagestania superior montosa, Anzuch, supra fl. Awar Koissu, 640—670 hex., 16 Jul. 1861, Ruprecht» (LE!).

ВК: Acco-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

42. *S. daghestanica* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), 15, 2 : 194.

Описан с Кавказа. Лектотип (Шишкин, 1936 : 623): «Caucasus orient., Dagestania superior montosa, Kaputscha, in rupibus ad fl. Beshita, pr. Kalaki, 800 hex., 17 Jul. 1861, Ruprecht» (LE!).

ВК: В.Сулак., Ман.-Самур., Кубин.

Эндемик.

43. *S. marschallii* C. A. Mey. 1931, Verz. Pfl. Cauc.: 214, p. p., quoad lectotypum. — *S. praestans* Schischk. 1941, Бот. матер. (Ленинград), 9, 3 : 106.

Описан из Талыша. Лектотип (Лазьков, h. l.): «In altioribus montibus Talysch, locis lapidosis, Junio 1830» (LE!).

Т.

Эндемик.

44. *S. saxatilis* Sims, 1803, Curtis's Bot. Mag. 18, tab. 689. — *S. ruprechtii* Schischk. 1925, Фл. Тифл. 1— : 204, рис. 83, nom. superfl. — *S. zangesura* A. Jelen. 1960, Бюл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 65, 5 : 120. — *S. marcowiczii* var. *karatshulensis* Galushko, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 251, descr. ross., in clav.

Описан из «Сибири» (по-видимому, с Кавказа). Лектотип (Лазьков, h. l.): «Sims, 1803, Curtis's Bot. Mag. 18, tab. 689».

ВП: Тер.-Сулак.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Караб.; ЮЗЗ; Севан., Дар., Нах., Занг. Указан для всех горных районов Северного Кавказа (Галушко, 1978 : 252); для всех районов Азербайджана (Карягин, 1956 : 132); для всех районов Грузии (Гвинианидзе, 1978 : 139); ЮЗ: Ерев., Мегр.-Зан. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 132).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. Вид был описан по культивируемым растениям, полученным, по-видимому, с Кавказа. В протологе использованы ошибочные данные о происхождении растений из Сибири.

45. *S. panjutinii* Kolak. 1980, Фл. Абх. изд. 2, 1 : 177. — *S. boissieri* Panjutin, 1941, Бот. матер. (Ленинград), 9, 3 : 107, non J. Gay, 1849.

Описан с Кавказа (Абхазия). Тип: «Бзыбский хр., ур. Япсху, скалистое плато 1800 м, 28 VII 1936, П. Панютин» (TBI, iso — LE!).

ЗЗ: Абх.

Эндемик.

46. *S. parrowiana* Boiss. et Hausskn. 1888, Fl. Or. Suppl.: 97.

Описан из Ирана. Тип: «m. Parrow supra Kermanshah, N 206a, aug. 1867, C. Haussknecht» (G, iso — LE!).

ЮЗ: Нах. («Нах. АССР, Ордубадский р-н, ущ. р. Аракс, Килиб—Кетам, пестроцветы, 4 VI 1979, А. Сагателян»).

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. В LE имеется экземпляр, состоящий только из вегетативной части растения. Необходимы дополнительные сборы.

Sect. 10. *Lasiostemones* (Boiss.) Schischk.

47. *S. lasiopetala* Fenzl, 1842, Pugillus.: 8. — *S. propinqua* Schischk. 1920—22, Bull. Mus. Georg. 1 : 14, tab. 4. — *S. marschallii* auct. non C. A. Mey.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 635; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 243, табл. 24, рис. 7—7а, карта 273; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 3 : 335, табл. 25, рис. 1; Шишк., Аветисян, 1956, Фл. Арм. 2 : 132; Coode et Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 194, fig. 4; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 338, tab. 134, 450, fig. 1—3, p.p., quoad syn. *S. lasiopetala* Fenzl.

Описан из Турции. Тип: «in regione montana Tauri occidentalis, Kotschy, N 83» (?).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ; Т. Указан для ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур. (Гроссгейм, 1945 : 243).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Sect. 11. *Tataricae* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 236.

48. *S. eremitica* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 644. — *S. salsuginosa* Fomin, 1904, Тр. Тифл. бот. сада, 6, 3 : 34.

Описан из Ирана. Тип: «in eremo arenoso subsalso prov. Azerbadjan Persiae inter Khoi et Seidkhodji, Szow.» (?).

ЮЗ: Ерев., Нах. Указан для Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1945 : 242).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

49. *S. tatarica* (L.) Pers. 1805, Syn. Pl.: 497. — *Cucubalus tataricus* L. 1753, Sp. Pl.: 415.

Описан из Восточной Европы.

Указан для бассейна Терека (Гроссгейм, 1945 : 241) без точного указания местонахождения.

Вост. Европа.

Sect. 12. *Siphonomorpha* Otth — Sect. *Italicae* (Rohrb.) Schischk.

50. *S. nutans* L. 1753, Sp. Pl.: 413.

Описан из Северной Европы.

ЦК: В. Кум. Указан для ЗП: З. Ставр. (Гроссгейм, 1945 : 254; Танфильев, Кононов, 1987 : 41); ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 41).

Европа; Средиз.; Сев. Азия.

51. *S. italica* (L.) Pers. 1805, Syn. Pl. 1 : 498. — *Cucubalus italicus* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10 : 1030.

Описан из Италии?

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указан для ВП: Тер.-Сулак.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Севан., Нах. (Гроссгейм, 1945 : 254).

Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия.

Sect. 13. *Suffruticosae* (Rohrb.) Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 239.

52. *S. suffrutescens* Bieb. 1800, Beschr. Land. Terek Casp.: 175.

Описан из Закавказья (Азербайджан). Тип: «Ex montibus Schirvanensibus, a. 1796» (LE!).

ВЗ: Ширв.

Ср. Азия.

Sect. 14. *Succulentae* (Boiss.) Chowdhuri, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 244.

53. *S. succulenta* Forsk. 1775, Fl. Aegypt.: 89.

Описан из Египта.

ЮЗ: Ерев.

Сев. Африка.

Примечание. Факт произрастания этого вида на Кавказе нуждается в подтверждении.

Sect. 15. *Rigidulae* (Boiss.) Schischk.

54. *S. arenosa* C. Koch, 1841, Linnaea, 15 : 711.

Описан из Закавказья. Тип: «Ad Araxen, leg. Dr. Koch, N 873, 1837» (B — утрачен (Melzheimer, 1988), iso — LE!).

ЮЗ: Нах. Указан для ЮЗ: Ерев., Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1945 : 254).

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан).

Sect. 16. *Dichotomae* (Rohrb.) Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 247.

55. *S. dichotoma* Ehrh. 1792, Beitr. Naturk. 7 : 143; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 490, tab. 245, 478, fig. 7—9, p. p., quoad subsp. *dichotoma*; Chater, Walters, Akeroyd, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 216, p. p., quoad subsp. *dichotoma*. — *S. talyschensis* Schischk. 1920—1922, Bull. Mus. Georg. 1 : 7, tab. 2.

Описан из Венгрии.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Абх.; Т. Указан для ЗП: З. Ставр.; ЦК: Малк.; ВК: Ассо-Арг. (Гроссгейм, 1945 : 239).

Атл., Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. Азия (Ирак, Иран); Сев. Африка.

56. *S. iberica* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 335. — *S. racemosa* Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 384. — *S. thirkeana* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 56. — *S. dichotoma* subsp. *racemosa* (Otth) Graebn. et Graebn. f. 1920, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 93. — *S. dichotoma* auct. non Ehrh., p. p., quoad subsp. *racemosa* (Otth) Graebn. et Graebn. f.: Coode et Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 234; Melzh. 1988, Fl. Iran. 163 : 491; Chater, Walters, Akeroyd, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 216.

Описан из Грузии. Тип: «Ex Iberia, Steven» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори, Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Абх. (Гвинианидзе, 1978 : 158), Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1945 : 239); ЦЗ: Триал.-Н. Карт (Гвинианидзе, 1978 : 158); ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1945 : 239).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

57. *S. euxina* (Rupr.) Hand.-Mazz. 1909, Ann. Naturh. Mus. (Wien), 23 : 154, tab. 8, fig. 3. — *S. dichotoma* b. *euxina* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 15, 2 : 184. — *S. dichotoma* subsp. *euxina* (Rupr.) Coode et Cullen, 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28 : 8.

Описан из Закавказья. Тип: «Transcaucasia occident., Guria, in litore marino pr. Poti, 19 Sept. 1861» (LE!).

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж. Указан для Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1945 : 240).
Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 17. *Silene*.

58. *S. gallica* L. 1753, Sp. Pl.: 417. — *S. anglica* L. l. c.: 416.
Описан из Франции.
ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; Т. Указан для ЦК: Малк.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 254); ЗЗ: Туап.-Адл., Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1945 : 240).
Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Афганистан); Сев. Африка.

Sect. 18. *Scorpioideae* (Rohrb.) Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 247.

59. *S. nocturna* L. 1753, Sp. Pl.: 416. — *S. brachypetala* Robill et Cast. ex DC. 1815, Fl. Fr. 6 : 613.
Описан из Италии.
Т.
Средиз.

Sect. 19. *Erectorefractae* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 247.

60. *S. pendula* L. 1753, Sp. Pl.: 418.
Описан из Средиземноморья.
ЗП: З. Ставр.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх. Указан для Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1945 : 240).
Средиз.

Sect. 20. *Otites* Otth.

61. *S. densiflora* D'Urv. 1822, Mem. Soc. Linn. Paris, 1 : 303. — *S. chersonensis* (Zapal.) Kleop. 1929, Вісн. Київ. бот. сад. 9 : 9. — *S. donetzica* Kleop. 1936, Журн. Інст. бот. АН УРСР, 9 : 116. — *Otites densiflorus* (D'Urv.) Grossh. 1945, Фл. Кавк. изд 2, 3 : 255. — *Silene otites* auct. non Smith: Coode et Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 203, p. p., quoad syn. *S. densiflora* D'Urv.
Описан из Крыма («prope Kerch»).
ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел. Указан для ЗП: З. Ставр. (Гроссгейм, 1945 : 255; Галушко, 1978 : 257; Танфильев, Кононов, 1987 : 40).
Юго-Вост., Вост. Европа; Сев. Азия.

62. *S. cyri* Schischk. 1925, Фл. Тифл. 1 : 102. — *Otites cyri* (Schischk.) Grossh. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 255, табл. 26, рис. 8—8в, карта 292.
Описан из Грузии. Лектотип (Гвинианидзе, 1978 : 156): «Tiflis, V 1868, Radde» (TBI).
ВП: Тер.-Сулак.; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т. Указан для ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ВЗ: Н.Кур.; ЮЗ: Дар. (Гроссгейм, 1945 : 255), Мегр.-Зан. (Шишкин, Аветисян, 1956 : 152).
Ср. Азия.

63. *S. roopiana* Kleop. 1936, Журн. Інст. бот. АН УРСР, 9 : 115. — *Otites roopianus* (Kleop.) Grossh. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 256. — *Silene otites* auct. non Smith: Coode et Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 203; p. p., quoad syn. *S. roopiana* Kleop.
Описан из Турции. Тип: «Armenia Rossica, in via inter pagos Czuruk et Sarabkhana (prov. Kars), 26 VI 1910, F. Roop» (LE!).

Указан для ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Месх. (Гвинианидзе, 1978 : 157).

Юго-Зап. Азия (Турция).

64. *S. wolgensis* (Hornem.) Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 370. — *Viscago wolgensis* Hornem. 1819, Suppl. Hort. Bot. Hafn.: 48. — *Otites wolgensis* (Hornem.) Grossh. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 255.

Описан из Восточной Европы.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП. Указан для ЗП: З. Ставр. (Гроссгейм, 1945 : 255; Танфильев, Кононов, 1987 : 40); ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур. (Гроссгейм, 1945 : 255); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1984 : 257).

Центр., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр. Азия.

65. *S. borysthenica* (Grun.) Walters, 1964, Feddes Repert. (Beih.), 69, 1 : 41. — *S. otites* γ. *borysthenica* Grun. 1868, Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 3 : 126. — *S. parviflora* (Ehrh.) Pers. 1805, Syn. Pl. 1 : 497, non Moench, 1794. — *Cucubalus parviflorus* Ehrh. 1792, Beitr. Naturk. 7 : 143, non Lam. 1778. — *Otites parviflorus* (Ehrh.) Grossh. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 ; 255, карта 292.

Описан из бассейна Днепра.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Кум. Указан для З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 40); ВП: Тер.-Сулак. (Галушко, 1978 : 257); ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 40); ЦК: В.Кум. (Гроссгейм, 1945 : 255).

Сев., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр. Азия.

Sect. 21. *Coniomorpha* Otth.

66. *S. conoidea* L. 1753, Sp. Pl.: 418.

Описан из Испании.

ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Шире.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ЦЗ: Лори; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб. (Гроссгейм, 1945 : 235); ЮЗЗ: Месх. (Гвинианидзе, 1978 : 162); ЮЗ: Севан., Дар. (Гроссгейм, 1945 : 235).

Средиз.; Ср. Азия.

67. *S. conica* L. 1753, Sp. Pl.: 418. — *S. subconica* Friv. 1835, Flora, 18 : 334.

Описан из Испании.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Сулак.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ. Указан для ЗП: З.Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум. (Гроссгейм, 1945 : 234); для всех районов Предкавказья (Галушко, 1978 : 256); ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Триал.-Карт. (Гроссгейм, 1945 : 234), Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх. (Гвинианидзе, 1978 : 162).

Средиз.; Ср. Азия.

68. *S. coniflora* Nees ex Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 371.

Описан из Ирака («In Mesopotamia»).

ВЗ: Шире. («окр. г. Баку, 18 IV 1909, А. А. Михельсон»). Указан для ЮЗ: Нах. (Карягин, 1952 : 322).

Средиз.; Ср. Азия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 1. Ростов-на-Дону, 1978. 320 с.

Гвинианидзе З. И. Silene L. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1978. Т. 4. С. 125—163.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 3. 2-е изд. Баку, 1945. 321 с.

Карягин И. И. Silene L. // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 3. С. 317—347.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Танфильев В. Г., *Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Шишкин Б. К. Смолевка — *Silene* L. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 577—691.

Шишкин Б. К., *Аветисян Е. М. Silene* L., Смолевка; *Otites* Adans, Отитес // Флора Армении. Ереван, 1956. Т. 2. С. 106—152.

Boissier E. Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. T. 1. Basileae, 1867. 1017 p.

Chowdhuri P. K. Studies in the genus *Silene* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1957. Vol. 22. N 3. P. 221—278.

Coode M. J. E., *Cullen J. Silene* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 179—242.

Ledebour C. F. Flora Rossica sive enumeratio plantarum in totius imperii rossici provinciis europaeis, asiaticis et americanis hucusque observatarum. Vol. 1. Stuttgartiae, 1842. 790 p.

Melzheimer V. Silene // Flora Iranica. Graz, 1988. Lfg. 163. S. 341—508.

Биолого-почвенный институт
НАН Кыргызстана
Бишкек

Получено 11 III 1996

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 561.628:551.28

© И. А. Ильинская, И. А. Озеров

НАХОДКА *JUGLANS PALAEOCATHAYENSIS* (*JUGLANDACEAE*) В НИЖНЕМ ЭОЦЕНЕ СЕВЕРА ЯКУТИИ

I. A. ILJINSKAJA, I. A. OSEROV. THE FINDING OF *JUGLANS PALAEOCATHAYENSIS (JUGLANDACEAE)* IN THE LOWER MOST EOCENE OF THE NORTH OF YAKUTIA

Находка *Juglans palaeocathayensis* в низах нижнего эоцена Кунгинской впадины — одна из самых древних и самая северная раннепалеогеновая находка макроостатков секции *Cardiocaryon* рода *Juglans*. Она свидетельствует о том, что ранний этап систематической дифференциации сем. *Juglandaceae* был связан с Северо-Востоком Азии.

Род *Juglans* L. в третичном периоде был распространен значительно шире, чем в настоящее время. Монографический обзор находок ископаемых остатков плодов, пыльцы, древесины и частично листьев сем. *Juglandaceae* в мировом объеме, выполненный S. Manchester (1987), позволил ему установить, что наиболее древние достоверные находки ископаемых макроостатков *Juglandaceae* приурочены к палеоцену и эоцену. Связь с *Juglandaceae* крошечных цветков и плодов величиной менее 1 мм из верхнего сантона или нижнего кампана Швеции, описанных E. Friis (1983) под названием *Caryanthus*, представляется весьма проблематичной. Следует отметить, что *Caryanthus* Friis, кроме отличий от *Juglandaceae*, приведенных Manchester (1987), обладает еще очень длинными тычиночными нитями, тогда как у подавляющего большинства *Juglandaceae* тычиночные нити отсутствуют: они развиты только у *Platycarya*, но и здесь они короткие, редко достигают длины пыльников (Manning, 1948); при этом пыльники *Caryanthus* заметно отличаются от пыльников *Juglandaceae* и пыльников подкласса *Hamamelididae* в целом, детально охарактеризованных L. Hufford и P. Endress (1989). Критический пересмотр меловых находок ископаемых остатков листьев *Juglandaceae* осуществлен И. А. Ильинской (1994).

Таким образом, находка *Juglans palaeocathayensis* Iljinskaja et Budantz. из низов нижнего эоцена на р. Кунге является одной из самых древних находок макроостатков *Juglandaceae*. Она не вошла в 3-й том издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств», так как была обнаружена уже во время его публикации, но по своему значению заслуживает специального внимания и тщательной научной документации.

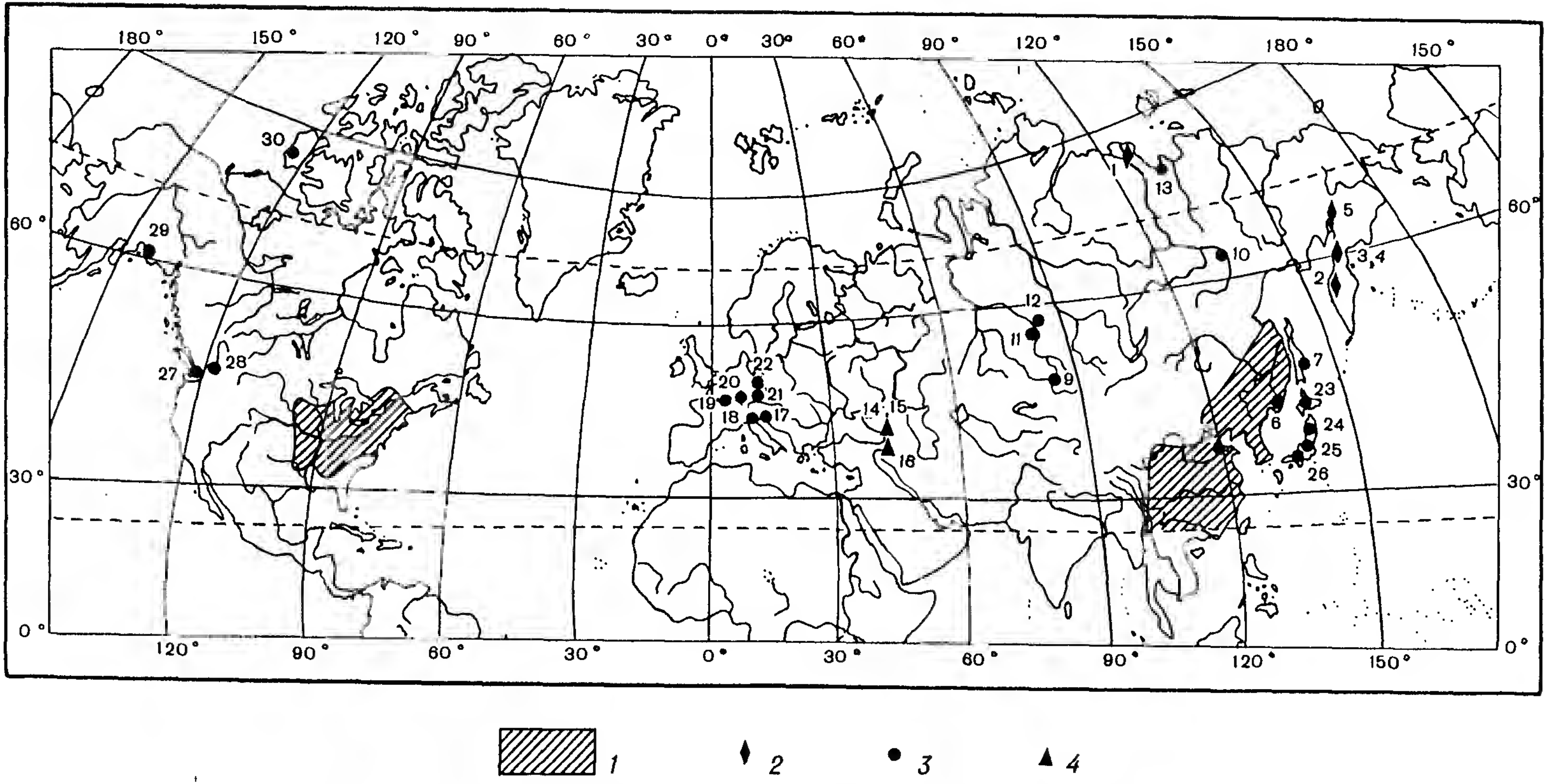
Отпечатки листочков *J. palaeocathayensis* собраны в 1989 г. И. А. Озеровым в северной части Кунгинской впадины (71 ° 39′ с. ш. и 128 ° 18′ в. д.). Кунгинская впадина входит в состав палеогеновых грабенов Северного Верхоянья. Наиболее полно материалы по этим впадинам освещены в работе Л. Ю. Буданцева с соавт. (1989). Полученные в последние годы результаты исследований спор и пыльцы (Гриненко, Фрадкина, 1988; Лаухин и др., 1988), динофлагеллат (Кулькова, 1987), пресноводных моллюсков (Чапалыга, в: Буданцев и др., 1989) и отпечатки листьев (Буданцев, 1983; Ахметьев, в: Лаухин и др., 1988; Буданцев, Озеров, 1990) и детальные исследования Кунгинского, Кенгдейского и Быковского разрезов позволили установить одновозрастность кунгинской толщи с кенгдейской и быковскими свитами и определить их возраст как низы нижнего эоцена.

На наличие в кунгинской толще конкреций с отпечатками листьев впервые указал А. А. Межвилк (1958), а первая публикация списка определений отпечатков листьев из отложений кунгинской толщи принадлежит М. А. Ахметьеву (Лаухин и др., 1988). Этот список содержит *Equisetum* sp., *Ginkgo kamtschatica* Budantz., *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Ghaney, *Taxodium tinajorum* Heer, *Alnus* sp., *Quercus* sp., *Ulmus* ex gr. *longifolia* Ung (*U. pyramidalis* Goepp.), *Ulmus* sp., *Juglans nigella* Heer, *J. berengiana* Budantz., *Aesculus magnifica* (Newb.) Iljinskaja, *Magnolia* sp., *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Nordenskioldia borealis* Heer, *Grewiopsis protospermoides* Budantz., *G. jacutica* Krysht., *Cissites* sp., *Vitis* sp., *Dombeyopsis* sp., *Acer arcticum* Heer, *Platanus* sp., *Viburnum asperum* Newb. и др. Настоящей статьей открывается публикация научно документированных определений флоры р. Кунги.

В коллекции 959 (Ботанический институт РАН, С.-Петербург) сохранились 2 почти полных отпечатка боковых листочков и фрагменты отпечатков листочков этого вида. Отпечаток (далее — отп.) 258 (табл. I, *2*, *3*; II, *2*, *3*) принадлежит крупному листочку, около 17—18 см дл. (длина сохранившейся части 15 см, не сохранилось основание листочка) и 6.7 см шир., продолговато-обратнояйцевидной формы, с округлой верхушкой, внезапно оттянутой в узкоклиновидный цельнокрайный кончик; остальной край зубчатый; зубчики низкие, ступенчатые, в числе 4—5 на 2 см края. Главная жилка тонкая, около 0.2 мм толщ., вторичные жилки тоньше ее в 2 раза, редкие, сохранились в зубчатой части листочка в числе 11 на левой половине и в числе 7 на правой половине листочка, попарно сближенные, краспедодромные, слегка дуговидные, а на левой половине в средней части листочка почти прямые и отходят от главной под углом 43—47 °, тогда как остальные вторичные жилки отходят под углом 65 °. Асимметрия вторичных жилок на разных половинах листочка свидетельствует о том, что это боковой листочек; третичные жилки очень тонкие, редкие — 7 на 2 см вторичной жилки, прямые, изредка в средней части интервала вильчато-ветвящиеся, перпендикулярные вторичным или косо к ним проходящие (табл. I, *2*); жилки 4-го порядка прямые или слегка коленчато-изгибающиеся, редкие; жилки 5-го порядка образуют мелкие ячейки разнообразной формы и разных размеров, в некоторых из них видны тонкие простые или раздвоенные окончания жилочек (табл. II).

Отп. 259 (табл. I, *3*) принадлежит мелкому боковому листочку, около 8 см дл. (длина сохранившейся части 6.3 см) и около 4 см шир. (наибольшая сохранившаяся ширина 2 см), форма листочка продолговатая, с наибольшей шириной в средней части, основание сохранилось не полностью, широкое, верхушка острая, постепенно сужающаяся, кончик не сохранился, верхняя треть листочка изогнута, вероятно, в процессе захоронения; главная и вторичные жилки такой же толщины, как и на отп. 258; вторичные жилки сохранились на одной половине в числе 10, они дуговидно изогнуты, развернуты в основании листочка на 170 °, выше — на 90, а еще выше — в средней части листочка — на 100 °, в нижней половине листочка заканчиваются камптодромно, в верхней — краспедодромно; третичные жилки перпендикулярные вторичным или косо к ним проходящие, изредка вильчато-ветвящиеся; вторичные и третичные жилки значительно более частые, чем на отп. 258, что вполне согласуется с соответственной частотой вторичных жилок у мелких листочков современных видов *Juglandaceae* по сравнению с крупными листочками. Хотя зубчики полностью не сохранились, в верхушке листа имеется характерное у края отхождение в край короткой жилки от угловатого соединения третичных жилок (ср. табл. I, *3* и рис. 55, *3* в издании «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» (1994)); это свидетельствует о том, что зубчиков было по крайней мере в 2 раза больше, чем вторичных жилок. В целом представляется достаточно вероятным, что этот неполный отпечаток принадлежит листочку *J. palaeocathayensis*.

Отп. 258 очень близок к типу вида *J. palaeocathayensis*, но отличается от него более округлой верхушкой и более редкими вторичными жилками, часть из которых почти прямая и отходит под более острым углом. По этим признакам он напоминает *J. miocathayensis* Hu et Chaney (Ископаемые..., 1994, табл. 34). Однако по форме



Современное распространение и находки ископаемых плодов и листьев *Juglans* секции *Cardiocaryon* (точки 2—17 поставлены по: «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» (1994). а точки 18—30 — по: S. Manchester (1987)).

1 — современный ареал: *2* — палеоценовые и эоценовые находки: *3* — олигоценовые и миоценовые находки: *4* — плиоценовые находки. 1. 2 — *Juglans palaeocathayensis*: 1 — низы нижнего эоцена, Кунга, 2 — палеоцен—нижний эоцен, Анадырка и Снатол: 3 — *J. protocinerea*, верхний эоцен, Подкагерная: 4, 5 — *J. pogozhewii*: 4 — средний—верхний эоцен, Иргирниваям, 5 — эоцен, Шестаковка—Ловаты: 6—8 — *J. miocathayensis*: 6 — миоцен. Сидеми, 7 — нижний миоцен, Шахтерск, 8 — нижний миоцен, Шаньвань: 9 — *J. crenulata*, нижний миоцен, Чингистай: 10 — *J. jacutica*, средний миоцен, Мамонтова Гора: 11, 12 — *J. dorofeevii*, миоцен: 11 — Вороново, 12 — Киреевское: 13 — *J. omoloica*, миоцен, Тиммердех-хайа; 14—22 — *J. tephroides*: 14 — верхний миоцен. мэотис, Кодор, 15 — средний плиоцен, Дуаб, 16 — верхний плиоцен, Чахвата, 17 — неоген, Заречье, 18—22 — средний олигоцен—плиоцен, Западная Европа; 23—26 — *J. megacinerea*, миоцен—плейстоцен, Япония; 27—29 — *J. lacunosa*: 27 — нижний—средний олигоцен, Вашингтон, 28 — миоцен, Айдахо, 29 — олигоцен, Аляска; 30 — *J. eocinerea*, миоцен?, о-в Бенкс.

большей части вторичных жилок и их углу отхождения и характеру зубчатости он совпадает с типом вида *J. palaeocathayensis.*

Находка на р. Кунге *J. palaeocathayensis* лежит в возрастных пределах голотипа вида, но она на 12 ° севернее locus classicus и удалена от него более чем на 2000 км (см. рисунок, точки 1, 2), что свидетельствует о широком распространении этого вида в раннем—среднем палеогене восточной части Северной Азии. *J. palaeocathayensis* относится к секции *Cardiocaryon* Dode. Мы включаем в эту секцию, кроме 4 видов, распространенных сейчас в Восточной Азии, и *Juglans cinerea* L., обитающий на юго-востоке Северной Америки, присоединяясь к точке зрения D. Whitehead (1965) и S. Manchester (1987), тогда как W. Manning (1978), монограф сем. *Juglandaceae*, выделяет последний вид в монотипную секцию *Trachycaryon* Dode ex Mann. Выделение секции он обосновывает наличием некоторых деталей скульптуры наружной поверхности эндокарпа, однако скульптура эндокарпа варьирует в широких пределах у азиатских представителей секции *Cardiocaryon.* Кроме того, Manning обосновывает выделение *J. cinerea* в особую секцию тем, что у его проростков отсутствуют чешуи и мелкие листья ниже первых хорошо развитых листьев, а также опушение на верхушке листовых следов. Представляется, что эти признаки редукции могут являться скорее свидетельством молодости вида, а не основанием для его выделения в особую секцию. Находка *J. palaeocathayensis* на р. Кунге — самая северная из палеогеновых находок не только вида, но и секции *Cardiocaryon* (см. рисунок). Самые древние находки этой секции в Северной Америке относятся к раннему олигоцену и находятся на 10 ° южнее находки на р. Кунге (см. рисунок). Это свидетельствует о том, что первоначальный этап систематической дифференциации секции *Cardyocaryon* был связан не с Северной Америкой, как это предполагал для *Juglandaceae* в целом Manchester (1987), а с Северо-Востоком Азии. Однако необходимо отметить, что Manchester сделал оговорку: он делает заключение о североамериканском центре происхождения *Juglandaceae*, основываясь на имеющихся данных, когда данные по обширным территориям отсутствуют и с заполнением белых пятен могут быть внесены коррективы.

Распространение секции *Cardiocaryon* достигло апогея в миоцене, когда она продолжала существовать в Арктике, а на юге ее ареал сомкнулся с современной областью обитания (см. рисунок). Таким образом, находка *J. palaeocathayensis* в низах эоцена на р. Кунге заставляет по-новому взглянуть на пространственные представления о раннем этапе систематической дифференциации *Juglans* секции *Cardiocaryon*, а следовательно, и *Juglandaceae* в целом.

Работа выполнена при содействии Международного научного фонда и правительства Российской Федерации (грант № NUY300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю., Фрадкина Л. Ф., Гриненко О. В. и др. Северное Верхоянье // Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Якутск, 1989. С. 12—25.

Буданцев Л. Ю., Озеров И. А. Новые находки отпечатков листьев *Alangium* в палеоценово-эоценовых отложениях Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 549—556.

Гриненко О. В., Фрадкина А. Ф. Палинологическая характеристика палеогеновых отложений Северного Хараулаха // Микрофитофоссилии и стратиграфия мезозоя и кайнозоя Сибири. Новосибирск, 1988. С. 130—142.

Ильинская И. А. Примечания к роду *Juglans* // Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. Т. 3. С. 76—77.

Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. Т. 3. СПб., 1994. 119 с.

Кулькова И. А. Стратиграфия палеогеновых отложений Западной Сибири по палинологическим данным // Геол. и геофиз. 1987. № 6. С. 11—17.

Лаухин С. А., Ахметьев М. А., Фрадкина А. Ф., Зырянов Е. В. Палинологическая характеристика кунгинского палеогена севера Якутии // ДАН СССР. 1988. Т. 299. Вып. 3. С. 686—689.

Межвилк А. А. Третичные отложения Северного Хараулаха // Тр. Науч.-иссл. ин-та геологии Арктики. 1958. Т. 80. Вып. 5. С. 24—37.

Friis E. M. Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of Juglandalean affinity containing Normapolles pollen // Rev. Palaeobot. Palynol. 1983. Vol. 39. P. 161—188.

Hufford L. D., Endress P. K. The diversity of anther structures and dehischence pattern among *Hamamelididae* // Bot. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 99. P. 301—346.

Manchester S. R. The fossil history of the *Juglandaceae* // Monogr. syst. bot. Miss. Bot. Gard. 1987. Vol. 21. P. 1—137.

Manning W. E. The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. III. The staminate flowers // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 9. P. 606—621.

Manning W. E. The classification within the *Juglandaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1978. Vol. 65. N 4. P. 1058—1087.

Whitehead D. R. Pollen morphology in the *Juglandaceae*. II. Survey of the family // J. Arnold Arbor. 1965. Vol. 46. N 4. P. 369—410.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 I 1996

SUMMARY

The article describes in detail leaf remains of *Juglans paleocathayensis* Iljinskaja et Budants. from the bottom of the Lower Eocene of Kunga depression (71 ° 39′ N, 128 ° 12′ E). This finding is northernmost among of macroremains of this species and section *Cardiocaryon* of genus *Juglans*. These remains were found at the distance of more than 2000 km from locus classicus (see the drawing, points 1 and 2). That testifies to wide distribution of *J. paleocathayensis* in the first half of Paleogene in the north-eastern Asia. The analysis of distribution of the section *Cardiocaryon* including *J. cinerea* L. permits to conclude that the initial stage of the section *Cardiocaryon* systematics differentiation was associated with the north-eastern Asia. The section had the largest geographic distribution during the Miocene.

УДК 582.33 (470.21)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 8

© Н. А. Константинова

НОВЫЕ ДЛЯ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ И РЕДКИЕ ПЕЧЕНОЧНИКИ С ТЕРРИТОРИИ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ)

N. A. KONSTANTINOVA. NEW FOR MURMANSK REGION AND RARE LIVERWORTS OF KANDALAKSHA NATURE RESERVE (NORTH-WEST OF RUSSIA)

Lophozia rubrigemma приведен впервые для Европы, *Cephaloziella arctogena* — впервые для европейской части России (даны описания этих таксонов), *Pellia endivifolia* — впервые для Мурманской обл. Рассмотрены экология и распространение на территории Кандалакшского заповедника 11 видов из числа внесенных в Красную книгу Мурманской обл.

С 1988 г. до настоящего времени (с некоторыми перерывами) бриологами Полярно-альпийского ботанического сада проводились сборы мохообразных на островах и побережье Кандалакшского залива Белого моря, входящих в состав Кандалакшского государственного заповедника. Всего в Кандалакшском заливе насчитывается 860 островов (Бианки, 1967). Площадь наиболее крупных островов исчисляется сотнями гектаров (самый крупный — о-в Великий, 6820 га), площадь мельчайших — десятыми и даже сотыми долями гектара. Острова в основном гористые, с небольшими (до 200—350 м над ур. м.) возвышенностями, имеющими вид гряд. На некоторых

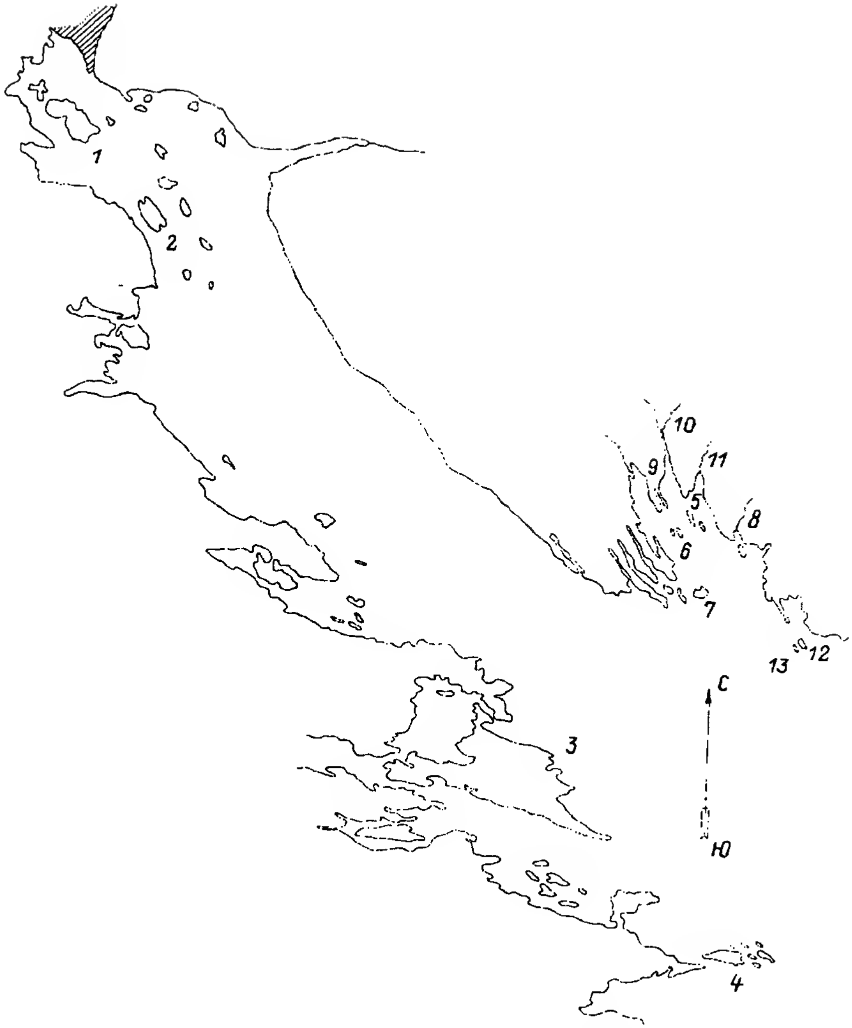


Рис. 1. Картосхема Кандалакшского залива Белого моря.

1 — о-в Олений; *2* — о-в Ряжков; *3* — о-в Великий; *4* — архипелаг Кемь-лудский; *5*—*13* — острова и побережье губы Порья: *5* — острова Бол. Ягодный и Мал. Ягодный, *6* — острова Перуньи, *7* — о-в Медвежий, *8* — ручей Порий, *9* — западный берег губы Шушпаниха, возвышенность Порья, *10* — р. Плотичья, *11* — р. Костариха, *12* — о-в Озерчанка, *13* — о-в Паленый.

островах есть озера и небольшие, нередко пересыхающие ручьи. Несколько относительно больших речек (Костариха, Плотичья, Порий ручей) впадают в залив Порья губа. Район Кандалакшского залива относится к наиболее теплому климатическому району Мурманской обл. (Агроклиматические..., 1971). Климат островов Кандалакшского залива гораздо суровее климата побережья, но на островах, расположенных в губах и вершине залива, он мягче по сравнению с климатом островов, находящихся на более открытых участках залива (Бреслина, 1987). Характерной особенностью климата описываемого района является океаничность. Бóльшая часть островов, как и берега залива, занята зональной северотаежной растительностью — различными сосняками и ельниками, а острова, лежащие в открытых частях Кандалакшского залива, покрыты вороничниками. На более или менее крупных островах имеются болота, изредка встречаются кочкарники. Берега островов, если они не скалистые, заняты обычно неширокой, нередко прерывистой полосой приморских лугов.

Нами были обследованы острова и побережье залива Порья губа, архипелаг Кемь-лудский, острова Великий, Олений, мыс Турий. Результаты обработки собранного материала частично опубликованы (Константинова, 1990; Konstantinova, Likhachev, 1990; Константинова и др., 1993). В этой работе приведены данные о новых для Мурманской обл. и редких видах печеночников, собранных в 1991, 1992 и 1995 гг. на островах и побережье залива Порья губа, о-ве Великом и на мысе Турьем (рис. 1). Кроме того, обобщены данные о распространении на заповедных островах и побережье печеночников, внесенных в Красную книгу Мурманской обл. (Редкие..., 1990). Названия видов даны по списку печеночников и антоцеротовых территорий бывшего СССР (Константинова и др., 1992) с некоторыми поправками в соответствии с позже опубликованными работами (Konstantinova, Vasiljev, 1994).

Подавляющая часть сборов сделана мной (*Н. К.*), поэтому коллектор указан только в тех случаях, когда образец собран другим коллектором или мной совместно с другим бриологом.

Новые для Мурманской обл. виды

Lophozia rubrigemma Schust. Вид, ранее не известный в Европе. Описан сравнительно недавно из Западной Гренландии (Schuster, 1969; Schuster, Damsholt, 1974). Несколько лет тому назад обнаружен на п-ове Ямал (Потемкин, 1990) и на Полярном Урале (Константинова, Чернядьева, 1995). Однако в образцах с п-ова Ямал и Урала растения, определенные как *L. rubrigemma*, не типичны, в частности размеры выводковых почек и клеток листьев несколько меньше, чем указывается для типа. Достаточно характерные для вида ювенильные периантии ни на ямальских, ни на уральских образцах не обнаружены. Таким образом, все известные указания на местонахождение вида на территории России сомнительны, что отмечено и в соответствующих работах (Potemkin, 1993; Константинова, Чернядьева, 1995).

В Кандалакшском заповеднике вид собран в Порьей губе на о-ве Озерчанка в небольшой горизонтальной трещинке на сухих скалах северо-восточной экспозиции (№ 67-2-91, 8 VIII 1991). В плотных куртинах с доминированием *L. rubrigemma* имеется лишь незначительная примесь *Barbilophozia hatcheri*. В образце обнаружена масса растений с выводковыми почками и растений с ювенильными периантиями. *L. rubrigemma* — вид малоизвестный. Поскольку вид обнаружен с периантиями впервые в России и в достаточном количестве, уместно дать более детальное его описание по найденному образцу.

Растения зеленые до буровато-коричневых, часто с характерной каштаново-коричневатой окраской верхушек листьев, 6—8(10) мм дл. и (1)1.2—1.5(2) мм шир. Стебель около 360 мкм в диам., с недифференцированными корой и клетками нижней части, с грибными гифами преимущественно в нижней половине среза стебля. Листья довольно широкие, с наибольшей шириной в нижней трети листа, в основании нередко 2-слойные (чего не отмечалось ранее для этого таксона), часто наряду с 2-лопастными встречаются и 3-лопастные листья, иногда у 2-лопастных листьев при основании переднего края имеется как бы недоразвитая лопасть, или зубец (рис. 2, *А*). Верхушки листьев с массой интенсивно-красных до буро-коричневых и порой даже черно-фиолетово-красных, 1—2-клеточных, иногда 3-клеточных выводковых почек. Выводковые почки 1—2-клеточные, изредка 3-клеточные, часто с довольно сильно выступающими углами от четырех- и треугольных (редко) до многоугольных, иногда прямоугольных; чаще они изодиаметрические, 26—29 мкм в диам., реже вытянутые, 23—30×37—43 мкм (рис. 2, *Б*). Клетки в середине листа тонкостенные, но с четкими треугольными утолщениями, (26)29—34 мкм шир. и 30—46 мкм дл., вдоль края в среднем около 26—31 мкм. Двудомное. Париантии только ювенильные, устье перианта зубчатое, с зубцами в 1—2(3) клетки, верхушечная клетка 15—20(22)×(40)45—54 мкм и имеет характерный каплевидный облик (рис. 2, *Г*). Верхушечные клетки устья перианта иногда довольно короткие (рис. 2, *Г*), что, однако, отмечается и в образце (№ 70-2456), описанном из Западной Гренландии (Schuster,

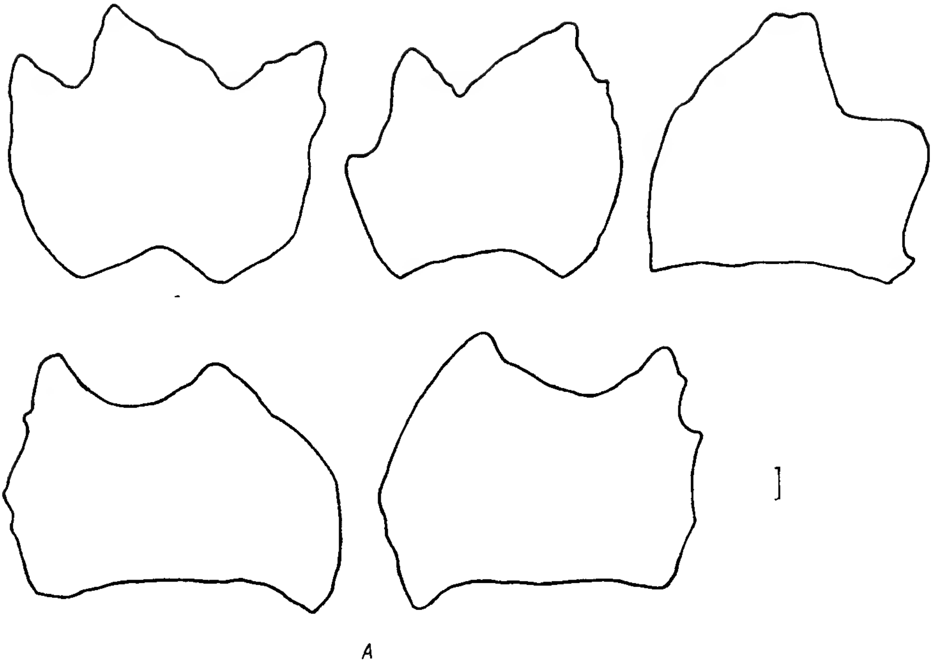


Рис. 2. *Lophozia rubrigemma.*

А — листья, *Б* — выводковые почки, *В* — клетки края листа, *Г* — клетки устья периантия. Масштабная линейка: *А* — 100: *Б*-*Г* — 25 мкм.

Damsholt, 1974). Окраска листьев, размеры выводковых почек и клеток, так же как специфический характер устья периантия, убеждают в том, что образец относится к *L. rubrigemma*. Характерно и местонахождение нашего образца — трещина в сухой скале, т. е. крайне экстремальные ксерофитные условия, что, согласно работе R. Schuster (1969), является характерной особенностью этого вида. Тем не менее следует подчеркнуть, что вид *L. rubrigemma* известен всего из нескольких точек в мире и, следовательно, диапазон изменчивости его признаков еще не совсем ясен.

Cephaloziella arctogena (Schust.) Konst. В отличие от предыдущего вида этот недавно описанный тоже из Гренландии таксон (Schuster, Damsholt, 1974), по-видимому, достаточно широко распространен на севере Голарктики. Помимо Гренландии он найден в Скандинавии (Damsholt, Long, 1983), на севере Сибири (Потемкин, 1990) и в Саянах (Konstantinova, Vasiljev, 1994). На территории Кандалакшского заповедника он выявлен в 3 точках в Порьей губе: 1) в низовье р. Костарихи в елово-березово-сосновом кустарничково-моховом лесу, в углублении на полусгнившем стволе сосны (с периантиями, антеридиями, спорогонами), довольно много, в смеси с *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia lunulifolia*, *Lophozia longidens* (№ 149-3-91); 2) на о-ве Паленом в голубично-воронично-осоково-моховой заболоченной тундре, во впадинке на кочке (с периантиями и антеридиями), встречаются единичные экземпляры в куртинах с преобладанием *Calypogeia muelleriana* и *Cephalozia bicuspidata* и примесью *Orthocaulis kunzeanus* (№ 93-2-91); 3) на о-ве Хедострове в елово-сосновом кустарничково-моховом лесу, на обращенном на северо-запад выходе коренной породы (с периантиями, антеридиями, спорогонами), немного, среди *Lophozia ventricosa* (№ 119-2-91). Во всех перечисленных образцах имелись растения с периантиями и антеридиями в пазухах слегка вздутых листьев, расположенных сразу

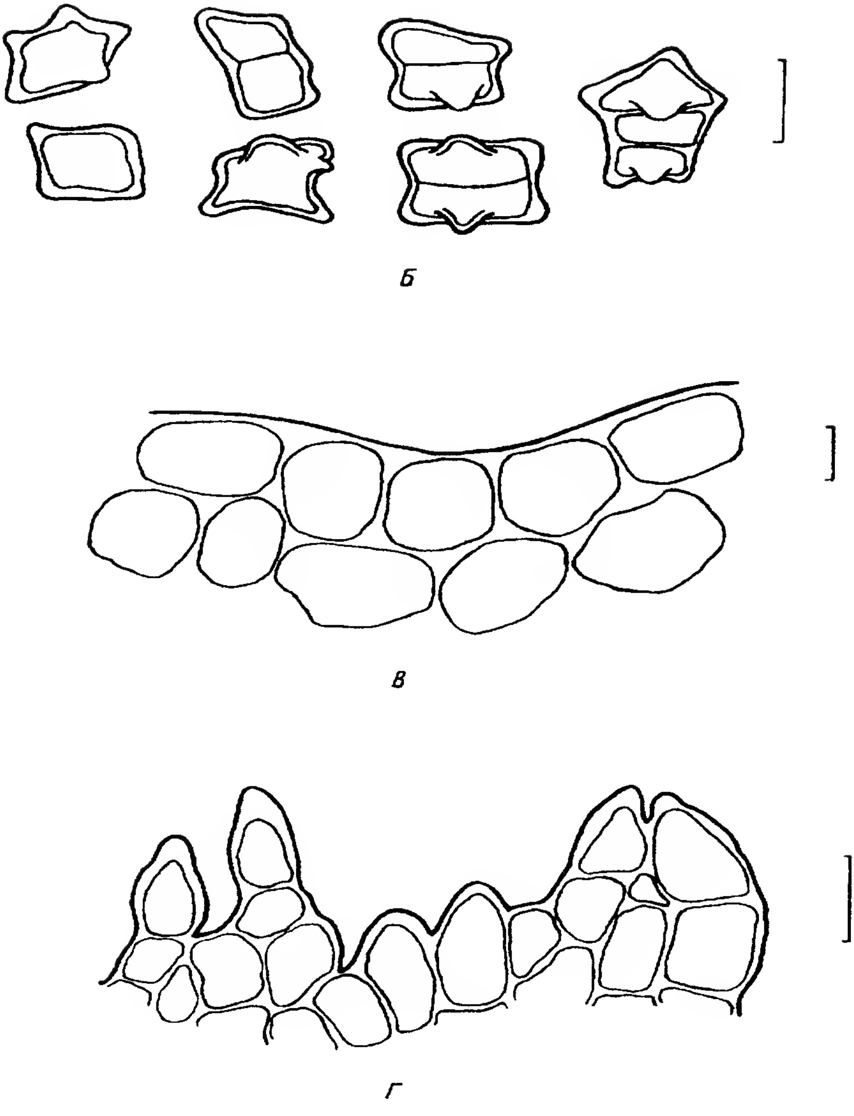


Рис. 2 (*продолжение*).

под периантиями (т. е. налицо характерная для данного таксона пареция). Следует подчеркнуть, что антеридии или иногда только их остатки нередко удается найти только при тщательном изучении нескольких побегов. На всех изученных побегах четко выражены амфигастрии, а лопасти листьев узкотреугольные, (4)5—6(8) клеток шир. Достаточно характерной для этого вида является клеточная сеть: клетки толстостенные и расположены в довольно четких продольных рядах (рис. 3). Кроме того, к *C. arctogena* условно был отнесен ряд образцов, имеющих характерную для вида клеточную сеть, но не имеющих гаметангиев. По характеру клеточной сети, форме лопастей *C. arctogena* напоминает некоторые формы *C. subdentata* (ср. Шляков, 1979, рис. 43:1, *а—д*). В связи со сложной идентификацией видов рода *Cephaloziella*, в особенности арктических таксонов, крайне необходима ревизия рода для севера Голарктики.

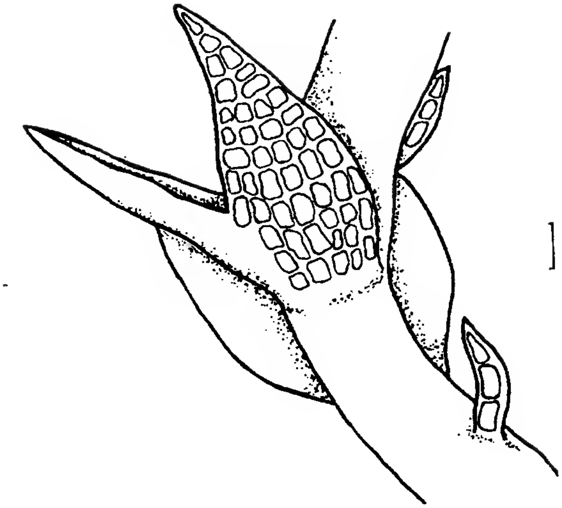


Рис. 3. *Cephaloziella arctogena.*

Фрагмент стебля с листом и амфигастрием. Масштабная линейка — 20 мкм.

Pellia endivifolia (Dicks.) Dum. Вид имеет в целом более южное распространение. Обнаружен на мысе Турьем (на западе Терского берега), на берегу Хям-ручья, на крутом торфянистом обрыве к воде (№ 41-4-94; 14 VIII 1994, R. Schuster, Н. Константинова). В образце много растений с периантиями, устье которых с многочисленными лопастями и длинными ресничками, что хорошо видно даже под лупой. Слизевые волоски в отличие от таковых у близкого вида *P. neesiana* расположены только на нижней поверхности и довольно длинные (5—6 клеток дл.). Что касается краевых клеток слоевища, то наряду с короткопрямоугольными клетками (30—45×34—55) встречаются и сильно удлиненные клетки, до 30×70 мкм, и этот последний признак не следует считать надежным.

Виды, внесенные в Красную книгу Мурманской обл.

На территории Кандалакшского заповедника выявлено 11 видов из числа внесенных во 2-е издание Красной книги Мурманской обл. (Редкие..., 1991), что составляет 30 % от числа всех внесенных в эту книгу печеночников. Из них 3 вида подлежат полной охране в Мурманской обл., а 8 — частичной. Некоторые из этих видов ранее приводились нами в ряде публикаций, но без точного указания местонахождения (Константинова, 1990; Konstantinova, Likhachev, 1990; Константинова и др., 1993), кроме того, впоследствии были выявлены дополнительные их местообитания в заповеднике. Несколько видов указываются для заповедника впервые (отмечены звездочкой). Далее приведен аннотированный список «краснокнижных» видов печеночников, найденных в Кандалакшском заповеднике. Наряду с характеристикой местонахождения, номером образца и датой сбора для особо редких видов перечисляются сопутствующие виды.

Несколько видов из числа внесенных в Красную книгу Мурманской обл. отнюдь не редки на территории Кандалакшского заповедника, для этих видов перечисляются только острова и точки на побережье, в которых они были обнаружены, и в некоторых случаях — номера образцов. Главным образом это печеночники, имеющие в целом более южное распространение и находящиеся в Мурманской обл. на северном пределе своего ареала.

Виды приведены по алфавиту.

Виды, подлежащие полной охране в Мурманской обл.

Haplomitrium hookeri (Sm.) Nees. Порья губа, низовье р. Костарихи, заросли кочковой осоки у берега, на заторфованных корнях осоки на боку осоковой кочки (№ 141-1-91; 13 VIII 1991).

Protolophozia elongata (Steph.) Schljak. Порья губа: о-в Хедостров, сырое углубление среди заболоченного елово-соснового морошково-кустарничково-мохового леса, по стенке, на торфянистой почве, вместе с *Liochlaena lanceolata, Odontoschisma elongatum, Scapania paludicola, Cladopodiella fluitans, Cephalozia bicuspidata* (№ 127-2-91; 10 VIII 1991); о-в Великий (Константинова и др., 1993).

Schistochilopsis laxa (Lindb.) Konst. О-в Олений (Константинова и др., 1993). Порья губа: о-в Бол. Ягодный, осоково-трихофоровое с вахтой сфагново-гипновое болотце, при основании осоково-трихофоровой кочки (№ 167-8-91; 16 VIII 1991); губа Шушпаниха, западный берег губы к юго-востоку от возвышенности Порья, в осоково-вахтово-гипновом болоте со сфагновыми кочками, на верхушке довольно большой кочки, единичные экземпляры, с *Calypogeia sphagnicola, Cephalozia pleniceps, C. loitlesbergeri, Mylia anomala* (№ 191-4-91; 17 VIII 1991).Турий мыс, долина Хям-ручья, комплексное болото, на сфагновых кочках, местами обильно (№ 56-2-94; 14 VIII 1994, Р. Шустер, Н. Константинова).

Виды, подлежащие частичной охране в Мурманской обл.

**Cephalozia connivens* (Dicks.) Lindb. Порья губа: о-в Бол. Ягодный, осоково-трихофоровое с вахтой сфагново-гипновое болотце, по боку трихофорово-моховой кочки, вместе с *Cephalozia bicuspidata, Barbilophozia hatcheri* (№ 167-6-91; 16 VIII 1991); западный берег губы Шушпаниха к юго-востоку от возвышенности Порья, осоково-вахтово-гипновое болото со сфагновыми кочками, в углублении между кочками, немного, в смеси с *Cephaloziella elachista, Mylia anomala* (№ 191-2-91; 17 VIII 1991).

**Cephaloziella elachista* (Jack ex Gott. et Rabenh.) Schiffn. Порья губа, западный берег губы Шушпаниха к юго-востоку от возвышенности Порья, осоково-вахтово-гипновое болото со сфагновыми кочками, в углублении между кочками, рассеяно, вместе с *Cephalozia connivens, Mylia anomala* (№ 191-2-91; 17 VIII 1991).

Geocalyx graveolens (Schrad.) Nees. На торфянистой почве по берегам озер, ручьев, на заболоченных участках леса, по бокам кочек в кочкарниках и осоково-трихофоровых болотах, на торфянистых дернинах по краям углублений среди вороничника. На всех обследованных островах и побережье. Этот редкий в Мурманской обл. вид нередок в Кандалакшском заповеднике.

Metzgeria furcata (L.) Dum. В расщелинах сухих скал, везде в очень небольшом количестве и крайне угнетенном состоянии. О-в Олений; Порья губа (губа Шушпаниха, западный берег губы к юго-востоку от возвышенности Порья; о-в Бол. Перуний); острова Ряжков, Великий.

Moerckia hibernica (Hook.) Gott. На приморских болотах, по торфянистым берегам ручьев, озер, нередко. О-в Олений; Порья губа (Порий ручей, в районе деревни; низовье р. Костарихи; губа Шушпаниха, западный берег к юго-востоку от возвышенности Порья); о-в Великий; архипелаг Кемь-лудский.

Radula lindenbergiana Gott ex Hartm. П-ов Турий, у мыса Турьего, на замшелом выходе горной породы в травяно-кустраничковом ельнике, антеридиальные растения (№ 49-1967, Р. Шляков).

Riccardia chamaedrifolia (With.) Grolle. В мочажинах и у оснований кочек в низинных осоково-сфагново-гипновых болотах, рассеяно среди мхов. Изредка. О-в Олений; Порья губа (острова Озерчанка, Бол. Ягодный, Бол. Геруний); о-в Великий.

Solenostoma caespiticum (Lindenb.) Steph. О-в Олений (Константинова и др., 1993); Порья губа, западный берег губы Шушпаниха к юго-востоку от возвышенности

Порья, в огромной ветровальной яме на берегу озера, на песчаной почве среди *Polytrichum* sp., *Calypogeia neesiana, Tetraphis pellucida* (№ 189-1-91; 17 VIII 1991).

Все образцы хранятся в Гербарии Полярно-альпийского ботанического сада Кольского научного центра РАН (KRABG).

Выражаю глубокую признательность администрации и сотрудникам Кандалакшского заповедника за предоставление катера и помощь во время экспедиционных работ.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Грант № 94-04-12959.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Мурманской области. Л., 1971. 91 с.

Бианки В. В. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // Тр. Кандалакшск. гос. заповедника. Мурманск, 1967. Вып. 6. С. 1—363.

Бреслина И. П. Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской Субарктики. Л., 1987. 200 с.

Константинова Н. А. Новые находки редких видов печеночников из Мурманской области (Северо-Запад СССР) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1306—1308.

Константинова Н. А., Лихачев А. Ю., Белкина О. А. Дополнения и уточнения к «Конспекту флоры мохообразных Мурманской области». Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 6—44.

Константинова Н. А., Шляков Р. Н., Потемкин А. Д. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—127.

Константинова Н. А., Чернядьева И. В. Печеночники среднего течения р. Собь (Полярный Урал) // Нов. сист. низш. раст. 1995. Т. 30. С. 110—121.

Потемкин А. Д. Об изменчивости некоторых печеночных мхов из южных и арктических тундр полуострова Ямал // Нов. сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 147—153.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск, 1990. 189 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Л., 1979. Т. 2. 189 с.; 1980. Т. 3. 190 с.

Damsholt K., Long D. G. Notes on some Scandinavian *Cephaloziella* species: *C. rubella* (Nees) Warnst. var. *arctogena* Schust. new for Europe, the identity of *C. norvegica* Douin and typification of *C. stellulifera* (Spruce) Schiffn. // Lindbergia. 1983. Vol. 9. N 1. P. 65—69.

Konstantinova N. A., Likhachev A. J. Bryophytes of the Olenii Island (the Kandalaksha Bay of White Sea) // Abstr. Seventh CEBWG Meeting. Apatity, 1990. P. 36.

Konstantinova N. A., Vasiljev A. N. On the hepatic flora of Sayan Mountains (South Siberia) // Arctoa. 1994. Vol. 3. P. 123—132.

Potemkin A. D. The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meredian. Vol. 2. N. Y.—London, 1969. 1062 p.

Schuster R. M., Damsholt K. The *Hepaticae* of West Greenland from ca. 66 N to 72 N // Meddel. Groenland. 1974. Vol. 199. N 1. P. 1—373.

Полярно-альпийский ботанический
сад-институт Кольского НЦ РАН
Кировск

Получено 11 1 1996

SUMMARY

Lophozia rubrigemma Schust. is reported for the first time for Europe and *Cephaloziella arctogena* (Schust.) Konst. — for European part of Russia. Descriptions and illustrations of these two species are given. *Pellia endivifolia* (Dicks.) Dum. is found for the first time in Murmansk Region. The distribution and ecology of 11 red data book species of *Hepaticae* in Kandalakshska Nature Reserve is presented.

ХРОНИКА

УДК 061.3(100) : 581.12

О МЕЖДУНАРОДНОМ СОВЕЩАНИИ «ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ: ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ»

(Сыктывкар, 11—16 сентября 1995 г.)

O. A. SEMIKHATOVA. ON THE INTERNATIONAL CONFERENCE «RESPIRATION OF PLANTS, PHYSIOLOGICAL AND ECOLOGICAL PROBLEMS» (SYKTYVKAR, SEPTEMBER 11—16, 1995)

Секция экологической физиологии Русского ботанического общества начиная с 1981 г. организовывала периодические совещания по проблеме дыхания растений. В Сыктывкаре в 1995 г. проходило VI (уже расширенное) Международное совещание. Основная цель проводимых РБО совещаний, как и цель настоящего сообщения о последнем из них, — обратить внимание физиологов растений на необходимость и перспективность исследований дыхания, а ботаников других дисциплин — на значение данных о дыхании для общих представлений о свойствах и особенностях отдельных видов растений. Действительно, дыхание как основной процесс жизнедеятельности тесно связано со всем обменом веществ растения и является наряду с фотосинтезом важнейшим фактором продуктивности. Изменения дыхания под воздействием внешних факторов позволяют судить о стойкости растения, об оптимальных условиях для его произрастания, о степени адаптации к современным местообитаниям. Однако, несмотря на высокую информативность данных о дыхании растения, этот процесс до сих пор исследован далеко недостаточно: неизвестно естественное разнообразие его количественных характеристик, еще мало данных о дыхании растений естественных экосистем.

Инициатива созыва и проведения VI Совещания принадлежит Институту биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН в лице заведующего лабораторией физиологии растений Т. К. Головко; материалы Совещания (тезисы) опубликованы при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Несмотря на сложное время, созыв Совещания получил живой отклик: были получены тезисы от коллективов авторов ближнего (Украина) и дальнего (Испания, США) зарубежья, более 40 тезисов прислали физиологи России. Благодаря публикации тезисов это Совещание в значительной мере отразило современное состояние исследований по проблеме дыхания растений в России, хотя приехать в Сыктывкар, к сожалению, смогли лишь немногие исследователи. Доклады, зачитанные двумя приехавшими из США специалистами, и присланные от имени 15 авторов иностранные тезисы оказались близкими по тематике экологическому направлению российских исследователей и вызвали большой интерес. Благодаря прекрасной организации Совещания и радушию его организаторов — сотрудников лаборатории физиологии растений Института биологии — доклады и постеры всех участников детально обсуждались на заседаниях и в кулуарах; особое внимание было уделено развернуто представленным работам по дыханию «хозяев» — физиологов Института биологии. В настоящем сообщении мы приведем основные сведения, не только изложенные в докладах, но и представленные в тезисах.

Из материалов Совещания видно, что значительная часть проводящихся в настоящее время исследований дыхания растений посвящена экологическим аспектам проблемы: изучению дикой флоры в различных местообитаниях и воздействию одного или комплекса факторов на дыхание культурных растений. Меньшая часть работ посвящена регуляции дыхания на разных уровнях организации дыхательного аппарата и связи с другими процессами метаболизма.

Среди работ экологического направления несколько посвящено влиянию углекислоты на дыхание растений. По-видимому, современные опасения «парникового эффекта» побудили физиологов обратить внимание на этот фактор. **А. Н. Ершова** (Воронежский гос. педагогический университет) показала с помощью меченых интермедиатов цикла Кребса и гликолиза, что в атмосфере углекислоты у растений (горох, кукуруза) изменяется активность ферментов, связанных с превращениями органических кислот (сукцината, аланина, аминомасляной кислоты), что приводит к их накоплению; показано также, что в постанаэробной вспышке дыхания участвуют только продукты, накопленные при анаэробном метаболизме. Влияние CO_2 на дыхание изучали также **Л. С. Большакова** и **Н. В. Пухальская** (Москва, Всероссийский институт удобрений и агропочвоведения, ВИУА). В очень четком докладе **Л. С. Большакова** показала, что воздействие повышенной концентрации CO_2 в воздухе на газообмен пшеницы тесно связано с уровнем азотного питания растения и влияет на азотный метаболизм. **Н. В. Пухальская** и **Н. Ромин** (ВИУА) привели данные о том, что углекислота сначала ускоряет дыхание прорастающих семян, но замедляет его впоследствии. К сожалению, не приехали испанские физиологи Merino и соавторы (Севилья), показавшие, что у молодых растений типичного для Средиземноморья дуба *Quercus rotundifolia* в атмосфере, обогащенной CO_2, происходит снижение дыхания на поддержание, а дыхание роста не изменяется. Как известно, в связи с общими ожиданиями возможного потепления климата особый интерес вызывают арктические растения. С большим вниманием был прослушан доклад **Т. И. Ивановой** (Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, БИН) по итогам ее многолетних исследований дыхания растений на Севере. При анализе данных, полученных на многих видах, доказано, что интенсивность и энергетическая эффективность дыхания растений Арктики не ограничивают жизнедеятельности, как это предполагалось рядом авторов, и что процесс дыхания полностью соответствует энергетическим потребностям роста и необходимых адаптационных изменений.

В лабораторных условиях **О. Д. Быковым** (Санкт-Петербург, Всесоюзный институт растениеводства, ВИР) было проведено детальное исследование кинетики дыхания проростков ряда коллекционных сортов мягкой пшеницы при искусственном подсушивании. Математический анализ выявленной закономерности позволил автору предложить параметры кривой изменений дыхания при потере воды как количественную характеристику засухоустойчивости пшениц.

Результаты опытов по воздействию гипоксии на растения были изложены в тезисах **Т. В. Чирковой** с соавторами (Санкт-Петербургский гос. университет), а также **Г. М. Гриневой** и **Т. В. Брагиной** (Москва, Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева, ИФР). К традиционной тематике работ этих авторов присоединились **Н. Н. Третьяков** и **Т. В. Карнаухова** (Москва, Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, ТСХА), которые, так же как и О. Д. Быков, подчеркивают информационное значение изменений дыхания, справедливо считая, что данные о дыхании позволяют судить о чувствительности различных растений к стрессу.

К ведущему по отношению к дыханию фактору — температуре среды — привлекли внимание доклад и два тезиса. Рассмотрев все аспекты воздействия температуры среды на дыхание, **О. А. Семихатова** (БИН) подчеркнула непременную связь реакции дыхания на нагрев или охлаждение с длительностью воздействия этих факторов, а также со скоростью изменения температурных условий. Эти важные стороны температурной зависимости до сих пор еще недостаточно учитываются многими исследователями. Кроме того, в докладе было показано значение величин температурного оптимума и критической температуры дыхания для суждений об адаптационных особенностях различных растений. В тезисах **О. А. Зауралова** и **А. С. Лукаткина** (Саранск, Мордовский гос. университет) приведены сведения об индивидуальных особенностях изменений дыхания у теплолюбивых объектов под действием низкой положительной температуры. **В. С. Кравец** (Киев, Институт физиологии растений и генетики, ИФРиГ) обнаружил снижение морозоустойчивости у проростков озимой пшеницы при снижении дыхания под влиянием ингибиторов. Среди работ, также посвященных действию экологических факторов на дыхание, следует упомянуть исследования коллектива сотрудников из Воронежского гос. университета, начавших изучать изменения дыхательного метаболизма под влиянием NaCl (см. далее).

Из группы докладов и тезисов по регуляции дыхания обратил на себя внимание обзор, сделанный **Н. С. Мамушиной** (БИН), о влиянии (вернее, о взаимовлиянии) фотосинтеза и дыхания. Были приведены новые данные, свидетельствующие о подавлении дыхания во время активного фотосинтеза. Вместе с тем было доказано, что осуществление дыхания на свету необходимо для снабжения энергией синтеза сахарозы и для образования ряда метаболитов. Собственные данные Мамушиной подтверждали гипотезу о том, что степень функционирования отдельных этапов дыхания на свету во время фотосинтеза зависит от активности метаболизма в фотосинтезирующих клетках и различна поэтому в разном состоянии исследуемых объектов.

К проблеме взаимосвязи фотосинтеза и дыхания можно также отнести доклад **С. А. Ушаковой** (Красноярск, Институт биологии СО РАН) о результатах длительного выращивания растений при освещении красным светом (длина волны 600—700 нм). Подавление фотосинтеза и уменьшение продукции ассимилятов приводили к гибели неустойчивых к этим лучам растений огурца и серьезным нарушениям метаболизма у более устойчивого подсолнечника.

Важнейшая проблема сопряженности дыхательного и азотного метаболизма исследуется в ТСХА. Использование в качестве объектов представителей родов *Triticum* и *Aegilops* с разным геномным составом позволило **Е. И. Кошкину** и соавторам заключить, что видовые особенности взаимосвязи этих процессов генетически детерминированы.

Один из животрепещущих вопросов регуляции дыхания — это регуляция включения так называемого альтернативного пути транспорта электронов, приводящего к уменьшению энергетической эффективности дыхания. Интерес к этому вопросу отразился и в докладах, и в тезисах. Рассматривались две его стороны — связь альтернативного пути с окислением определенных субстратов и влияние низкой температуры на его включение. Это влияние не было обнаружено ни при искусственном охлаждении проростков озимой пшеницы (**Кравец**, ИФРиГ), ни у растений, естественно произрастающих в условиях низкой температуры на Севере (**Семихатова**, БИН). **Т. И. Иванова** с соавторами (БИН) подчеркивали необходимость четко различать влияние внешних и внутренних факторов на способность альтернативного пути и его активное участие в дыхании. По их данным, нет корреляции между активностью альтернативного пути и изменениями содержания углеводов в тканях зимующего листа под воздействием низкой температуры. **И. Р. Абдурахимова** (Казанский гос. университет) в докладе от своего имени и от имени соавторов продемонстрировала ряд структурно-функциональных изменений в митохондриях узлов кущения озимой пшеницы при осеннем закаливании.

Регуляции отдельных звеньев дыхания были посвящены и другие исследования на разных уровнях организации — на митохондриях (**А. У. Игламбердиев** и соавторы, Воронежский гос. университет; **Л. П. Хохлова** и соавторы, Казанский гос. университет; **Зайцева** и соавторы, ИФР (по техническим причинам тезисы не опубликованы)); на мембранах (**Л. Х. Гордон** и соавторы, Казань, Институт биологии); на отдельных органах (**И. А. Куперман** и соавторы, Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, ЦСБ); на целых растениях (**Е. С. Роньжина и А. Т. Мокроносов**, Калининградский гос. университет и ИФР; **Е. Ф. Марковская** и соавторы, Петрозаводск, Институт биологии; **Т. К. Головко** и соавторы, Сыктывкар, Институт биологии). Большинство этих работ представлено только в тезисах. Но и по ним можно судить об активной работе, в частности в школе Воронежского университета (прислано несколько тезисов), где развиваются исследования взаимовлияния различных субстратов на реакции их окисления в митохондриях. В Казани продолжаются исследования метаболизма в отсеченных корнях в течение определенного времени и под влиянием кальциевого стресса.

Разделение процесса дыхания на функциональные составляющие — дыхание поддержания и дыхание роста — проведено на сельскохозяйственных культурах на Украине (**Б. И. Гуляев** и **Н. П. Москаленко**, ИФРиГ) и в Казани (**А. С. Муравьева** и соавторы, Ботанический сад при Казанском гос. университете). Как показала в докладе А. С. Муравьева, установлена связь величины дыхания на поддержание с водоудерживающей способностью листьев. **И. А. Куперман, Е. В. Хитрово** и **Н. И. Гордеева** (ЦСБ) детализируют разделение дыхания на составляющие в связи с теми функциями, которые дыхание «обслуживает» энергией.

Сведения о регуляции дыхания на уровне целого растения дают исследования частной физиологии отдельных культур, необходимость которой подчеркивал еще Н. И. Вавилов. В связи с этим следует упомянуть тезисы **З. Ф. Рахманкуловой** (Уфа, Башкирский гос. университет), в которых изложены исследования фотосинтеза, дыхания и ряда морфологических характеристик пшеницы в разных условиях минерального питания, показана высокая степень корреляции дыхания с приростом биомассы растения, что свидетельствует о причинной связи между этими процессами.

Примерно тот же объем определяемых величин характерен и для работ, осуществляемых и руководимых **Т. К. Головко**. Однако цели этих исследований шире частной физиологии, так как объектами являются хозяйственно важные растения, возделываемые в не свойственном им климате (подзона средней тайги). Поэтому авторы стремятся не только выявить характерные черты метаболизма у изучаемых видов, но и понять пути и степень их адаптации к новым условиям. В большом обзорном докладе Т. К. Головко подытожила результаты проведенных ранее работ с овсом, бобами и картофелем и наметила задачи следующих исследований, о которых доложила **Е. В. Гармаш**. Изучение фотосинтеза, дыхания и роста *Rhaponticum carthamoides* в условиях полевой культуры и эксперимента позволили охарактеризовать это лекарственное растение как пластичный вид, способный поддерживать постоянное соотношение между приходом и расходом ассимилятов в широких пределах изменения освещенности и фотопериода. Анализ полученных данных позволил выявить прямую зависимость дыхания от ростовых процессов и высокую дыхательную цену транспорта ассимилятов из закончивших рост листьев.

К сожалению, не состоялся доклад С. К. Назарова, О. В. Лавриненко и М. Д. Сивкова об их исследованиях растений, произрастающих на разных широтах — на побережье Югорского п-ова и под Сыктывкаром. Авторы определяли как дыхание, так и баланс углерода в растениях, а также затрагивали вопросы методики и методологии экофизиологических определений газообмена. По-видимому, как продолжение работ, посвященных изучению дыхания растения в разных точках его ареала, начато Т. К. Головко и ее учениками исследование газообмена *Ajuga reptans* в окрестностях Сыктывкара, т. е. на северной границе естественного произрастания этого вида. Таким образом, в Институте биологии Коми научного центра РАН осуществляется интересный комплекс многоплановых исследований основных процессов жизнедеятельности растений в зависимости от условий существования и путей адаптации. Среди этих работ необходимо особо отметить изучение газообмена такой сложной жизненной формы, как дерево. **С. В. Загирова** и **Є. Н. Кузин** проводят определения газообмена ствола сосны обыкновенной в естественных условиях произрастания (в бору зеленомошнике) в зависимости от изменений температуры и влажности воздуха. Показана сложность связей этих ведущих климатических факторов с газообменом, выявлены временные несовпадения наибольшей интенсивности фотосинтеза хвои и дыхания ствола и тесная зависимость дыхания от ростовых процессов дерева.

В экологической физиологии России исследования газообмена древесных растений всегда занимали значительное место. На Совещание в Сыктывкаре были представлены тезисы с «древесной» тематикой из Санкт-Петербурга (**Э. А. Гончарова**, ВИР) и из Воронежа (**В. Т. Попова**, Воронежская гос. лесотехническая академия). Их авторы изучали газообмен листьев персика и яблони в связи с фазой развития и внешними условиями. К сожалению, ни из Иркутска, ни из Петрозаводска, как и из Подмосковья (Успенское), где традиционно велись интересные исследования газообмена деревьев, на Совещание тезисы не были присланы, что вызывает тревогу о судьбе исследований дыхания в этих точках.

Большой интерес у участников Совещания вызвали доклады американских физиологов, прочтенные от коллектива авторов из Brigham Young University Utah и Калифорнийского университета. Надо признаться, что их работы были мало известны в России. **L. D. Hansen** и **B. N. Smith** рассказали о методических основах и целях их исследований. Авторы искали прижизненно измеряемый показатель, по которому можно было бы проводить предсказания роста растения в данных условиях. Они измеряли тепловыделение небольших проб растительного материала с помощью дифференциального сканирующего калориметра большой чувствительности. Тем же калориметром можно измерить кинетику выделения CO_2 в темновом дыхании. Оказалось, что изменения этих величин в зависимости от температуры неодинаковы и видо(сорто)специфичны. Величина отношения удельного тепловыделения к идеальной скорости выделения CO_2 резко увеличивалась при повреждающих температурах, и поэтому ее можно было использовать как показатель границ толерантной зоны температур для данного растения. Математический анализ кинетики изменений этих величин выявил их связь с приростом биомассы растения и позволил (путем введения нескольких термодинамических констант) предложить уравнение, количественно выражающее эту связь. Большая производительность используемой аппаратуры и возможность проводить определения на очень небольших пробах растительного материала позволили обследовать большое число объектов, включая растения, взятые с разных широт и разных высот и выращиваемые в одинаковых условиях. На основе собранного материала доказана возможность использования введенных авторами параметров для характеристики адаптационной способности исследованных видов и оптимальных условий их произрастания. Авторы подчеркивают перспективность использования этих параметров и в практических целях — в селекционной работе. В то же время теоретические интересы авторов очень близки интересам русских исследователей, изучающих экологические аспекты дыхания. Представленные американскими авторами доклады будут опубликованы в журнале «Физиология растений» в 1996 г.

© О. А. Семихатова

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 II 1996

К ст. Ильинской, с. 113

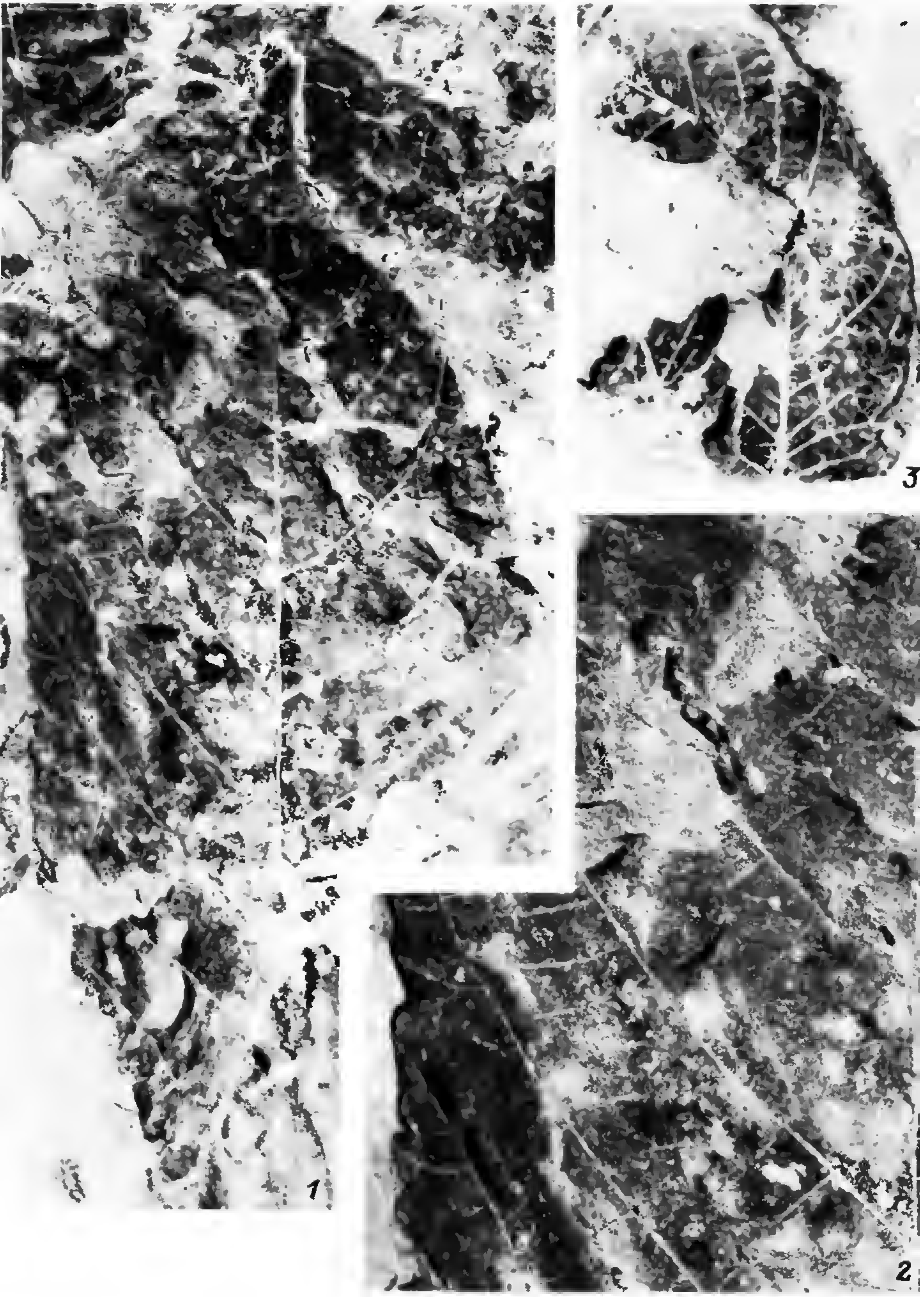


Таблица I. *Juglans palaeocathayensis*.
1 — отп. 258; *2* — его фрагмент, ×2; *3* — отп. 259.

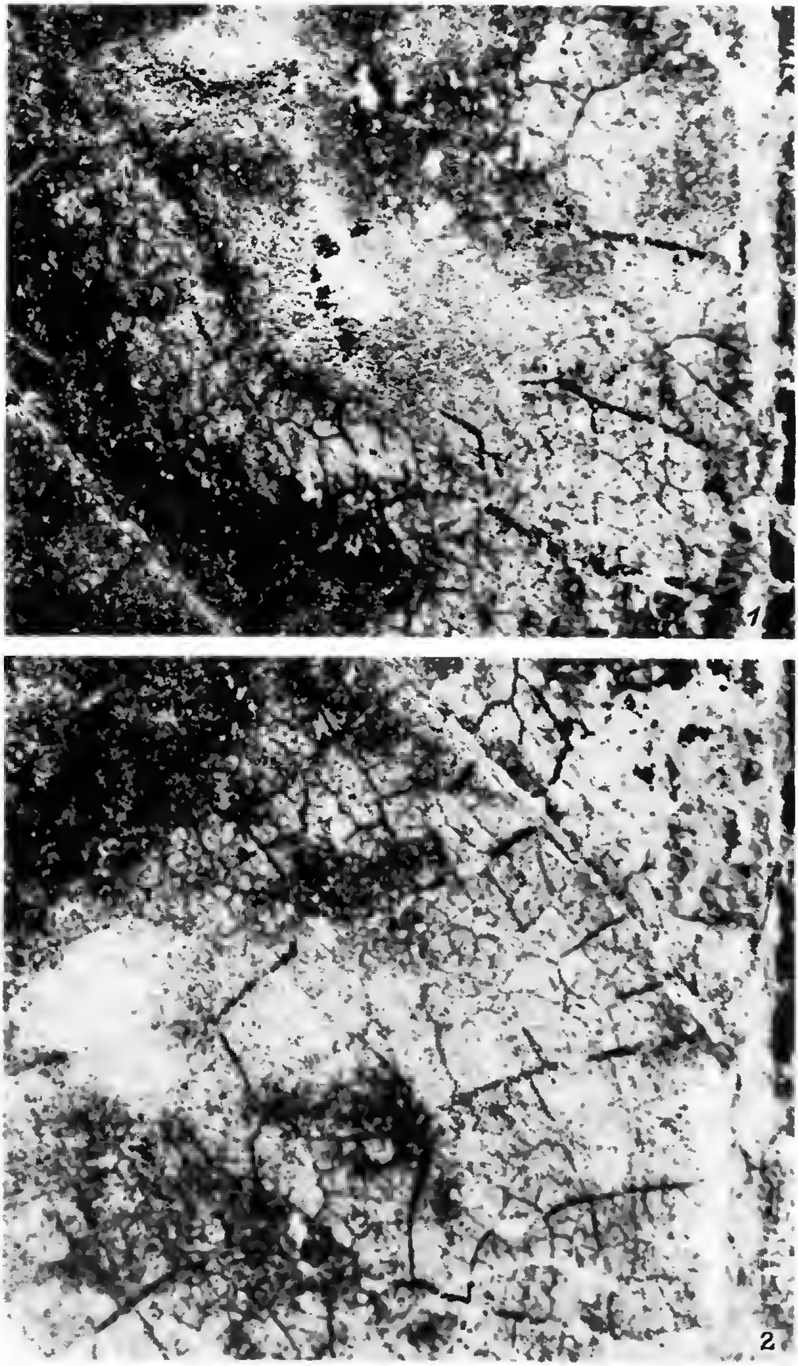


Таблица II. *Juglans palaeocathayensis.*

1, 2 — фрагменты отп. 258, × 9.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 8) Page

Egorova T. V. On the «International code of botanical nomenclature (Tokyo code) adopted by the Fifteenth International Botanical congress, Yokohama, August—September 1993» 1
Perestenko L. P. Littoral and sublittoral vegetation of the south-western coast of the Okhotsk Sea and the Shantar Islands 13
Ipatov V. S., Gerasimenko G. G., Kirikova L. A., Trophimets V. I. Autogenic successions in lichen-moss pine forest. II. Ecotopic system of associations 23

COMMUNICATIONS 36

Imkhanitskaya N. N. Type specimens of *Myrsinaceae* in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, LE). 3. Palaeotropical taxa of the genera *Myrsine—Tapeinosperma* 36
Torosian S. Ch. Some date on the types of inflorescences in the genus *Gypsophila* s. l. (*Caryophyllaceae*) 46
Gureeva I. I. Ecology-demographic analysis of the *Dryopteris expansa* (*Aspidiaceae*) coenopopulations in the primary association of the Kuznetsk Alatau 54
Novorotskij P. V. Radiation regime in the flood plain *Calamagrostis* communities of the Lower Amur river 64

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 74

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. *Tamamschjanella*, a new genus of the *Umbelliferae* 74
Kuzmina M. L. The new species, combination and new records of the genus *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) in the Caucasus 79
Menitsky Yu. L., Popova T. N. Conspectus of the Caucasian *Taraxacum* (*Asteraceae*) species 83
Dorofeev V. I. Genus *Camelina* (*Brassicaceae*) of the Caucasian flora 95
Lazkov G. A. A synopsis of the genus *Silene* (*Caryophyllaceae*) of the Caucasian flora . . 99

FLORISTIC FINDINGS 112

Iljinskaja I. A., Oserov I. A. The finding of *Juglans palaeocathayensis* (*Juglandaceae*) in the lower most Eocene of the north of Yakutia 112
Konstantinova N. A. New for Murmansk region and rare liverworts of Kandalaksha Nature Reserve (North-West of Russia) 116

CHRONICLE 124

Semikhatova O. A. On the International conference «Respiration of plants, physiological and ecological problems» (Syktyvkar, September 11—16, 1995) 124

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1996. Т. 81. № 8) Стр.

Егорова Т. В. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятом Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь, 1993 г.» 1
Перестенко Л. П. Растительность литорали и сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов 13
Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Трофимец В. И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экотопическая система ассоциаций 23

СООБЩЕНИЯ 36

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 3. Палеотропические таксоны родов *Myrsine—Tapeinosperma* 36
Торосян С. Х. Некоторые данные о типах соцветий в роде *Cypsophila* s. l. (*Caryophyllaceae*) 46
Гуреева И. И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций *Dryopteris expansa* (*Aspidiaceae*) коренных сообществ Кузнецкого Алатау 54
Новороцкий П. В. Радиационный режим пойменных вейниковых сообществ Нижнего Амура 64

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 74

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. *Tamamschjanella* — новый род *Umbelliferae* 74
Кузьмина М. Л. Новые виды, комбинация и находки рода *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) на Кавказе 79
Меницкий Ю. Л., Попова Т. Н. Конспект видов рода *Taraxacum* (*Asteraceae*) Кавказа 83
Дорофеев В. И. Род *Camelina* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа 95
Лазьков Г. А. Обзор рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) флоры Кавказа 99

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 112

Ильинская И. А., Озеров И. А. Находка *Juglans palaeocathayensis* (*Juglandaceae*) в нижнем эоцене севера Якутии 112
Константинова Н. А. Новые для Мурманской области и редкие печеночники с территории Кандалакшского заповедника (Северо-Запад России) 116

ХРОНИКА 124

Семихатова О. А. О Международном совещании «Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты» (Сыктывкар, 11—16 сентября 1995 г.) 124